
SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.

Mammals

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

# INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Volume 45, 1980 ISSN 0044-3468

Herausgeber / Editors

P. J. H. van Bree, Amsterdam – W. Fiedler, Wien – H. Frick, München – W. Herre, Kiel – K. Herter, Berlin – H.-G. Klös, Berlin – H.-J. Kuhn, Göttingen – B. Lanza, Florenz – T. C. S. Morrison-Scott, London – J. Niethammer, Bonn – H. Reichstein, Kiel – M. Röhrs, Hannover – D. Starck, Frankfurt a. M. – F. Strauß, Bern – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung/Editorial Office

H. Schliemann, Hamburg – D. Kruska, Hannover

Mit 182 Abbildungen



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

## Wissenschaftliche Originalarbeiten

## Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

## Bekanntmachungen



## Buchbesprechungen



Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Abs. 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband Deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V. an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Wert von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. Anschriften: Spitalerstraße 12, D – 2000 Hamburg 1; Lindenstraße 44 – 47, D-1000 Berlin 61. Printed in Germany by W. Tutte Druckerei GmbH., Salzweg-Passau

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA7 45 (1-6) 1-384 (1980)

45 (1), 1–64, Februar 1980 ISSN 0044-3468 C 21274 F

lammals
QL 700 Z487 Mamm

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

# INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

gan der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde





rlag Paul Parey Hamburg und Berlin

HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. van Bree, Amsterdam – W. Fiedler, Wien – H. Frick, München – W. Herre, Kiel – K. Herter, Berlin – H.-G. Klös, Berlin – H.-J. Kuhn, Göttingen – B. Lanza, Florenz – T. C. S. Morrison-Scott, London – J. Niethammer, Bonn – H. Reichstein, Kiel – M. Röhrs, Hannover – D. Starck, Frankfurt a. M. – F. Strauss, Bern – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

SCHRIFTLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. Schliemann, Hamburg – D. Kruska, Hannover

*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

*Manuskripte:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

*Vorbehalt aller Rechte:* Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

**Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA):** The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal (serial) indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., P. O. Box 765, Schenectady, New York 12301 for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U. S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distributions, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see 'Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List' of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Tutte Druckerei GmbH, Salzweg-Passau

Z. Säugetierkunde 45 (1980) 1, 1–64
ASTM-Coden: ZSAEA 7 45 (1), 1–64 (1980)

Mit 2 Beilagen des Verlages Paul Parey

# Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen von Känguruhs (Macropodidae)

Von U. Schürer

*Zoologischer Garten Wuppertal*

*Eingang des Ms. 6.6.1979*

## Abstract

*Ruminant-like behaviour of Kangaroos (Macropodidae)*

Observed was the ruminant-like behaviour of macropods in 24 species of 9 genera. Macropods show ruminant-like behaviour in either of two ways, one of which is characterized by vehement contractions of the upper part of the body. This can be observed in grass eating as well as in foliage eating macropod species, including at least one member of rat kangaroos of the subfamily Potoroinae. In contrast to Ruminantia, macropods show ruminant-like behaviour throughout the day for only relatively short periods. They chew their food thoroughly already before first swallowing. Renewed insalivation of regurgitated food could be an important feature of the ruminant-like behaviour among macropods. Altogether the ruminant-like behaviour of macropods can be interpreted as evidence of convergence parallel to Ruminantia.

## Einleitung

Wie viele andere pflanzenfressende Säugetiere, z.B. die Camelidae, Giraffidae, Bovidae, Cervidae, Tayassuidae (Langer 1978) und Hippopotomidae (Langer 1975) unter den Paarhufern, die Colobidae unter den Affen (Hill 1958; Ullrich 1961; Hollihn 1971) und die Bradypodidae (Goffart 1971), verfügen Känguruhs über besondere morphologische, physiologische und Verhaltensanpassungen, die ihnen eine wirkungsvolle Nutzung der zellulosehaltigen Nahrung ermöglichen. Zur Morphologie und Physiologie des Verdauungstrakts von Känguruhs liegen mehrere neuere Studien (Moir et al. 1965; Griffiths und Barton 1966; Forbes und Tribe 1969; Schultz 1976) und zusammenfassende Darstellungen vor (Tyndale-Biscoe 1973; Barbour 1977; Dawson 1977). Verhaltensweisen, die dem Wiederkäuen der Ruminantia in gewisser Weise ähneln, wurden mehrfach beschrieben (Tab. 1), zuerst von Home 1814 (aus Barker et al. 1963).

Wiederkauähnliches Verhalten, wie ich es bei mehreren Känguruhs beobachtete, wird in Einzelheiten beschrieben, Überlegungen über die mögliche Funktion dieser Verhaltensweisen werden mitgeteilt.

## Material und Methode

Im Rahmen vergleichender Verhaltensstudien beobachtete ich in den Jahren 1971–1978 Angehörige von insgesamt 35 Känguruharten in Zoologischen Gärten Europas und Australiens. Auf 4 Studienreisen nach Australien und Neuguinea waren mir außerdem längerdauernde Freilandbeobachtungen u.a. an *Macropus rufus, Petrogale inornata* und *Petrogale xanthopus* möglich. Beobachtungsorte, Anzahl, Geschlecht und Alter der beobachteten Individuen werden an anderer Stelle (Schürer 1978) detailliert angegeben. Verhaltensweisen wie Ruhen, Körperpflege, und Nahrungsaufnahme, darunter auch die wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen, wurden protokolliert und z.T. fotografisch oder mit Hilfe von 16 mm und 8 mm Schmalfilmen dokumentiert.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4501-0001 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 1–12
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

*Tabelle 1*

**Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen**

| Art | eig. Beobacht. Ort (Zoo) | Schrifttum Autor |
|---|---|---|
| *Potorous tridactylus* | Adelaide | |
| *Thylogale brunii* | | GANSLOSSER (pers. Mitt.) |
| *Thylogale billardierii* | | MOLLISON (1960) MORTON and BURTON (1973) |
| *Setonix brachyurus* | | CALABY (1958) aus MOLLISON (1960); MOIR, SOMERS and WARING, (1956) BARKER, BROWN and CALABY (1963) HENDRICHS (1965) |
| *Lagostrophus fasciatus* | | BARKER, BROWN and CALABY (1963) |
| *Dorcopsis muelleri* | Darmstadt | |
| *Dorcopsis hageni* | Baiyer River | |
| *Dendrolagus dorianus* | Baiyer River | GANSLOSSER (1977) |
| *Dendrolagus matschiei* | Melbourne | |
| *Dendrolagus ursinus* | | HENDRICHS (1965) |
| *Dendrolagus inustus* | | HENDRICHS (1965) |
| *Petrogale xanthopus* | Adelaide Brindina Gorge (Freiland) | |
| *Wallabia bicolor* | Adelaide | BARKER, BROWN and CALABY (1963) |
| *Macropus eugenii* | Adelaide | BARKER, BROWN and CALABY (1963) HENDRICHS (1965) |
| *Macropus parma* | Adelaide/Sydney | |
| *Macropus dorsalis* | Adelaide | |
| *Macropus parryi* | | OWEN (1935) aus KAUFMANN (1974); KAUFMANN (1974) |
| *Macropus agilis* | Adelaide | HENDRICHS (1965) |
| *Macropus rufogriseus* | Wuppertal Berlin | RIDE (1959); MOLLISON (1960) HENDRICHS (1965) |
| *Macropus robustus* | Adelaide | HENDRICHS (1965) BARKER, BROWN and CALABY (1963) |
| *Macropus fuliginosus* | Adelaide | |
| *Macropus giganteus* | Adelaide | HERMANN (1965); HENDRICHS (1965); BREEDEN (1966); GRANT (1974); GERMANN-MEYER (1974) |
| *Marcropus antilopinus* | Yarrawonga Wildl. Park | |
| *Macropus rufus* | Berlin Sturt National Park (Freiland) | BARKER, BROWN and CALABY (1963) HENDRICHS (1965) RUSSELL (1970) |

## Ergebnisse

### Anatomische und physiologische Besonderheiten von Känguruhmägen

Känguruhmägen sind stark gegliedert (GRIFFITHS und BARTON 1966; SCHULTZ 1976). LANGER (pers. Mitt.) unterscheidet zwei Magenabschnitte, den Vormagen, der wiederum in zwei Abteilungen gegliedert ist, und den Endmagen. Die beiden Abteilungen des Vormagens, der Fornixsack und der tubuläre (oder schlauchförmige) Abschnitt sind stark taeniert und haustriert.

In Einzelheiten des Magenbaus, besonders der Lage der Oesophagusmündung, des Vorhandenseins oder Fehlens einer Magenrinne und der Länge der einzelnen Magenabschnitte unterscheiden sich einige der bisher untersuchten Känguruharten voneinander (LANGER pers. Mitt.). Eine Magenrinne beschrieben GRIFFITHS und BARTON (1966) und SCHULTZ (1976) bei *Macropus rufus*, MOIR et al. (1956) bei *Setonix brachyurus*. LANGER (pers. Mitt.) fand sie gut ausgebildet bei *Macropus robustus, Macropus eugenii* und *Wallabia bicolor,*

schwach ausgeprägt bei *Macropus giganteus,* überhaupt nicht dagegen bei *Thylogale thetis* und *Thylogale stigmatca.* Dellow (1978) bestätigt diese Befunde bei *Macropus giganteus, Macropus eugenii* und *Thylogale* sp. Er wies auch nach, daß der flüssige Anteil des Mageninhalts den Magen schneller passiert als der feste, wahrscheinlich bewirken die Falten des haustrierten Magenabschnittes das. Unterschiede zwischen den einzelnen Arten im Verlauf der Passage von Nahrung durch die Magenabschnitte erscheinen sehr wohl möglich.

Im haustrierten schlauchförmigen Abschnitt des Vormagens, der funktionelle Analogien zum Pansen der Ruminantia aufweist, wurde eine Bakterienflora (und andere Mikroorganismen) nachgewiesen, die u. a. flüchtige Fettsäuren produziert, die hier resorbiert werden und in der Lage ist, stickstoffhaltige Stoffwechselprodukte im Känguruhmagen für ihre Proteinsynthese zu verwerten. Der pH-Wert des Inhalts des haustrierten Magenabschnitts liegt gewöhnlich im neutralen bis schwach alkalischen Bereich, ähnlich wie im Pansen der Ruminantia. Im schlauchförmigen Abschnitt des Vormagens finden sich Cardiadrüsen, die Schleim, aber beim erwachsenen *Macropus rufus* keine proteolytischen Enzyme oder Salzsäure produzieren (Tyndale-Biscoe 1973). Im Endmagen von *S. brachyurus* lag der pH zwischen 1,76 und 6,3 (Moir et al. 1956). Auch die verhältnismäßig niedrigen Blutzuckerwerte ähneln denen der Ruminantia (Tyndale-Biscoe 1973).

Die Ohrspeicheldrüsen von *M. rufus, M. giganteus* und *Macropus fuliginosus* sind etwa doppelt so schwer wie die eines Schafes gleichen Körpergewichts. Diese Drüsen erzeugen einen Speichel, der in seiner Ionenzusammensetzung dem der Wiederkäuser ähnlicher ist als dem von Nichtwiederkäuern, etwa von Pferden. Hohe Natriumionen und Bicarbonatkonzentrationen lassen auf eine gute Pufferkapazität im Bereich von pH 6 bis pH 8 schließen. Im Gegensatz zum Parotisspeichel von Wiederkäuern ist im Parotisspeichel von Känguruhs beträchtliche Amylase-Aktivität nachgewiesen (Forbes und Tribe 1969).

## Vorkommen wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen bei Känguruhs

Daß wiederkäuähnliche Verhaltensweisen, die sie „merycism" = Meryzismus nennen, von allen Macropodidae zu erwarten seien, vermuten Barker et al. (1963), die dieses Verhalten bei Angehörigen von 9 Känguruharten beschrieben. Auch Hendrichs (1965), der es ebenfalls bei 9 Känguruharten beobachtet hat, vermutet das. Ich habe es bei 17 Känguruharten gesehen, bei 9 davon war es bisher noch nicht beschrieben (Tab. 1). Bei *Macropus rufus* und *Petrogale xanthopus* sah ich es im Freiland. Beobachtungen an *Potorous tridactylus,* die weiter unten beschrieben werden, zeigen daß wiederkäuähnliche Verhaltensweisen auch innerhalb der Unterfamilie Potoroinae vorkommen, für die sie bisher noch nicht nachgewiesen waren. Insgesamt sind sie jetzt bei 24 Känguruharten aus 9 Gattungen bekannt. Von den Angehörigen der übrigen 8 Känguruhgattungen *Peradorcas, Onychogalea, Lagorchestes, Dorcopsulus, Aepyprymnus, Caloprymnus, Bettongia* und *Hypsiprymnodon* fehlen Beobachtungen dieses Verhaltens noch.

Hochwürgen von Mageninhalt und erneutes Kauen kommt auch bei fleisch- und insektenfressenden Raubbeutlern (Dasyuridae) vor, wie Fleay (1961) an *Dasycercus cristicauda* und Archer (1974) an *Dasyurus geoffroii* und *Phascogale calura* beschrieben und Moeller (pers. Mitt.) an *Sarcophilus harrisi* beobachtete. Für Beuteldachse (Peramelidae) erwähnt Jones (1923–25) Hochwürgen von Futter.

## Beschreibung wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen

Es sind zwei Hauptformen wiederkäuähnlichen Verhaltens zu unterscheiden, worauf Germann-Meyer (1974) hingewiesen hat. Im ersten Fall gehen dem Hochwürgen von Mageninhalt heftige Kontraktionen des Rumpfes voraus. Auf diese Form wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen beziehen sich meine Angaben in Tab. 1. Im zweiten Fall sind Kontraktionen vor dem Hochwürgen nicht zu erkennen.

Den Verlauf der erstgenannten Verhaltensweise, in der Kontraktionen des Rumpfes vorkommen, gliederte Herrmann (1965) in drei Phasen: Ausdehnen, Züngeln und Wiederkauen. Die letzte Bezeichnung sollte unbedingt vermieden und in Kauphase umgeändert werden, um Verwechslungen mit dem Wiederkäuen der Ruminantia zu vermeiden. Die Bezeichnung Ausdehnen wäre mit Begriffen wie Kontraktionen des Oberkörpers, Hochstoßen, Hochdrängen oder Hochpumpen besser benannt.

Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen mit Kontraktionen kommen bei allen von mir untersuchten Arten in aufrechter Körperhaltung mit nach hinten gerichtetem Schwanz vor. Bei *Dorcopsis muelleri* auffallend oft, bei *Macropus dorsalis* und *Petrogale xanthopus* seltener, sah ich es in aufrechter Körperhaltung mit nach vorn gerichtetem Schwanz. Beginnen bei *D. muelleri* Kontraktionen in dieser Haltung, so verlagert es in der Regel das Körpergewicht von der Schwanzwurzel auf die Fersen. Sind die Vorderbeine zu Beginn der Kontraktionen auf den Boden aufgesetzt, so werden sie während der ersten Kontraktionen meist angehoben. Bei *M. dorsalis* und *P. xanthopus* im Freiland beobachtete ich mehrmals, daß Kontraktionsbewegungen im Liegen während Ruhephasen einsetzten, die Tiere aber schon nach der zweiten oder dritten Kontraktion aufstanden. Ein *Macropus agilis* sah ich ebenfalls während der ersten Kontraktionen aufstehen. Bei liegenden Riesenkänguruhs beobachtete Hendrichs (1965) wellenförmige Zuckungen, die über den ganzen Körper liefen und wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen vorangingen. Seinen Ausführungen ist nicht zu entnehmen, ob diese wellenförmigen Zuckungen mit Kontraktionen identisch waren.

Die Kontraktionsphase ist deutlich abgegrenzt. Rhythmische Kontraktionsbewegungen ergreifen den gesamten Rumpf des Tieres, keineswegs nur die Magenregion. Die Vorderbeine werden im Rhythmus der Körperkontraktionen mitbewegt, der Mund ist leicht geöffnet. Die Heftigkeit der Kontraktionen nimmt allmählich zu und erreicht unmittelbar vor dem Einfließen des Futterbreis in die Mundhöhle den Höhepunkt. Bei *D. muelleri, M. dorsalis* und *Macropus antilopinus* beobachtete ich zum Schluß der Kontraktionen gelegentlich eine starke Krümmung des Rückens nach ventral. Ein ♀ von *Macropus parma* streckte während der Kontraktionen die Arme nach vorn aus.

Die Anzahl der Kontraktionen schwankt selbst beim Einzeltier sehr stark (Tab. 2, 3, 4). Bei jeder einzelnen Kontraktion wird der Kopf aus der Ausgangslage einige cm nach oben und unten bewegt. In vielen Fällen bleibt es beim Heben und Senken mit geringer Amplitude, ohne daß die Ausgangslage des Kopfes dabei verändert wird. Manchmal wird der Kopf aber bei jeder Kontraktionsbewegung höher angehoben, manchmal auch tiefer abgesenkt. Alle drei Fälle beobachtete ich bei *M. dorsalis,* letzteren häufig bei *Macropus rufogriseus* (Schürer 1973). Bei *D. muelleri* bleibt der Kopf meist in der Ausgangslage, manchmal wird er abgesenkt. Bei *M. rufogriseus* war oft deutlich zu sehen, daß die Auf- und Abbewegungen des Kopfes nicht in einer vertikalen Ebene erfolgten, sondern daß der Kopf seitlich hin und her pendelte (Schürer 1973).

Die Kontraktionsbewegungen beginnen in vielen Fällen für den Beobachter völlig unerwartet, manchmal hatte ich den Eindruck, daß sie nicht willkürlich ausgelöst wurden. Bei

*Tabelle 2*

**Anzahl von Kontraktionen während einer Ausdehnungsphase**

| Art | Anzahl pro Ausdehnungsphase | |
|---|---|---|
| | Minimum | Maximum |
| *M. giganteus* (Germann-Meyer 1974) | 15 | 20 |
| *M. rufogriseus* (Schürer 1973) | 6 | 30 |
| *M. dorsalis* | 15 | 18 |
| *D. muelleri* | 4 | 26 |
| *M. antilopinus* | 12 | 14 |

*M. giganteus* sah HERRMANN (1965), daß Mageninhalt hochgewürgt wurde, während sich eben aufgenommenes frisches Futter noch in der Mundhöhle befand, was ebenfalls hierauf hindeutet.

Während der letzten Kontraktionen wird die Schnauzenspitze etwas angehoben, Futterbrei fließt in die Mundhöhle. Der während der Kontraktionen leicht geöffnete Mund wird geschlossen. In vielen Fällen fließt eine kleine Menge Futterbrei aus den Mundwinkeln heraus. Manchmal werden die Lippen beleckt, was HERRMANN (1965) dazu veranlaßte, die eben geschilderte Phase Züngeln zu nennen. Das Belecken der Lippen kann auch völlig unterbleiben. *D. muelleri* beobachtete ich in dieser Phase mehrmals dabei, wie es mit einer Hand über den Mundwinkel wischte.

In allen Fällen, in denen ich Herausfließen von Futterbrei aus dem Mund gesehen habe, war er sehr flüssig. In diesem Zusammenhang ist die Beobachtung von MOLLISON (1960) an *M. rufogriseus* von Bedeutung. Bei *M. rufogriseus,* die kurz zuvor mit Brot und Biskuits gefüttert worden waren, floß beim Hochwürgen Futterbrei aus dem Mund, bestehend aus Gras- und Kräuterbestandteilen, die weniger stark zerkaut erschienen als Vergleichsmaterial aus dem Mägen erlegter Bennettskänguruhs.

Während der dritten Phase wird der hochgewürgte Nahrungsbrei erneut durchgekaut. Bemerkenswert ist die von Fall zu Fall unterschiedliche Anzahl und Dauer der Kaubewegungen. Ein *D. muelleri* kaute Futterbrei, den es in 22 Kontraktionen hochgewürgt hatte, mehr als 3 Minuten lang durch. Bei *D. muelleri* dauert das Durchkauen sehr häufig 1 bis 3 Minuten, manchmal wird es auch nach wenigen Kauschlägen abgebrochen und der Futterbrei abgeschluckt. Auch bei *M. dorsalis* beobachtete ich Kauphasen von mehr als einer Minute Länge. Bei *Dendrolagus* sah HENDRICHS (1965) mehrmals hintereinander Hochwürgen und anschließendes Kauen. Er zählte jeweils etwa 100 Kauschläge, die alle einseitig, fast senkrecht, erfolgten. Auch bei anderen Macropodinae beobachtete HENDRICHS (1965) immer nur einseitige Kauschläge, z. T. erfolgten sie fast senkrecht.

In der Regel dauert die Phase des Kauens länger als die Kontraktionsphase, seltener weniger lang. Bei *D. muelleri* sah ich einmal Kontraktionsbewegungen, denen weder Züngeln noch Kauen folgte. Offenbar waren die Kontraktionsbewegungen erfolglos geblieben.

Bei *P. tridactylus* beobachtete ich außer der eben geschilderten Form der wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen auch eine wiederkäuähnliche Verhaltensweise mit anderem Verlauf. Nach einer Kontraktionsphase behielt es den dünnflüssigen Nahrungsbrei nicht im Mund, sondern ließ ihn auf den Boden fließen. Das Volumen des herausgeflossenen Mageninhalts übertraf das Fassungsvermögen der Mundhöhle bei weitem. Der Futterbrei wurde sofort anschließend wieder mit dem Mund vom Boden aufgenommen und ohne lang andauerndes Kauen abgeschluckt.

Bei *S. brachyurus* beobachteten BARKER et al. (1963) Ausstoßen von geformten Nahrungsballen von fester Konsistenz. Die Ballen fielen durch Drahtböden von Versuchskäfigen, es ist deshalb unbekannt, ob sie wieder aufgenommen worden wären.

Die zweite Hauptform wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen, erneutes Kauen hochgewürgter Nahrung, dem keine Kontraktionsphase vorangegangen ist, beschreiben MOIR et al. (1956) für Känguruhs ohne nähere Artangabe und GERMANN-MEYER (1974) für *M. giganteus.* Bei dieser wiederkäuähnlichen Verhaltensweise tritt Nahrungsbrei aus dem Magen in den Mund ein, ohne daß Kontraktionsbewegungen sichtbar werden. Wie groß die Menge des hochgewürgten Nahrungsbreis ist, ist nicht bekannt, auf jeden Fall höchstens so viel, wie die Mundhöhle faßt.

Dieses Verhalten sah GERMANN-MEYER (1974) bei *M. giganteus* nur während Ruhephasen in Halbseitenlage oder in aufrechter Haltung mit nach hinten gerichtetem Schwanz. Verhaltensweisen, die denen von *M. giganteus* etwa entsprechen, sah ich bei *M. rufogriseus* und *M. dorsalis.* Während des Ruhens begannen sie gelegentlich zu kauen, in einigen Fällen habe ich bei *M. rufogriseus* gesehen, daß eine einzige mundwärts gerichtete Kontraktionswelle vorangegangen war. Bei *D. muelleri* beobachtete ich wiederkäuähnliche Verhaltensweisen

ohne Kontraktionsphase in aufrechter Körperhaltung mit nach hinten gerichtetem Schwanz oder in aufrechter Körperhaltung mit nach vorn gerichtetem Schwanz.

Bei *M. giganteus* stellte Germann-Meyer (1974) fest, daß 10 bis 15 Kauserien, jeweils bestehend aus 3 bis 11 Kauschlägen in Abständen von 2 bis 5 Sekunden erfolgten. Die Kaufrequenz bei der wiederkäuähnlichen Verhaltensweise ohne Kontraktionsphase betrug bei *M. giganteus* etwa 70 Kauschläge pro Minute, beim Kauen nach einer Kontraktionsphase etwa 100 Kauschläge pro Minute. Bei Riesenkänguruhs ohne genauere Artangabe zählte Hendrichs (1965) 70 bis 80 Kauschläge pro Minute bei wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen, gegenüber 90 bis 110 Kauschlägen pro Minute beim Kauen frisch aufgenommener Nahrung. Beim Kauen nach Kontraktionsbewegungen stellte ich bei *M. rufogriseus, M. dorsalis* und *D. muelleri* fest, daß die Kaufrequenz unmittelbar nach dem Einfließen des Futterbreis in die Mundhöhle am höchsten war und dann etwas abnahm. Absolute Werte habe ich nicht ermittelt.

## Häufigkeit und Dauer wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen

Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen bei Känguruhs sind nicht allzu häufig. Mollison (1960) verwies darauf, daß im Freiland beobachtete *M. rufogrisseus* und *Thylogale billardierii* regelmäßig wiederkäuähnliche Verhaltensweisen zeigen. Bei *M. giganteus* verglich Grant (1974) die Häufigkeit wiederkäuähnlichen Verhaltens im Freiland und im Gehege. Mit 0,21 wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen pro Tier pro Stunde war sie im Freiland sehr viel größer als im Gehege mit 0,018 wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen pro Tier pro Stunde. Er schreibt das unterschiedlicher Nahrung zu, und meint, daß das Futter der im Gehege gehaltenen *M. giganteus* leichter verdaulich gewesen sei. Da Grant (1974) wiederkäuähnliches Verhalten ohne Kontraktionsphasen nicht erwähnt, dürften solche nicht mitgezählt sein. Ich beobachtete jeweils eine kleine Gruppe von *M. dorsalis, D. muelleri* und

*Tabelle 3*

**Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen mit Kontraktionen bei M. dorsalis**

1 ♂ und 2 ♀♀ in 20 Beobachtungsstunden, Adelaide 25. 6. bis 13. 7. 74

| Beobachtungszeit | | Individuum | Anzahl der Kontraktionen | 5 min vorher Nahrungs-aufnahme | 10 min vorher Nahrungs-aufnahme | 5 min nachher Nahrungs-aufnahme |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 25. 6. | 13. 15–14. 15 | ♀ 1 | – | nein | ja | nein |
| 27. 6. | 8. 05–10. 05 | – | – | – | – | – |
| 28. 6. | 10. 10–11. 10 | ♂ 1 | – | nein | nein | nein |
| 29. 6. | 13. 50–14. 50 | ♀ 1 | – | ja | ja | ja |
| | | ♀ 1 | 18 | ja | ja | nein |
| | | ♀ 1 | – | nein | nein | nein |
| | | ♀ 1 | – | nein | nein | nein |
| | | ♀ 1 | – | nein | nein | nein |
| | | ♀ 1 | – | nein | nein | nein |
| | | ♀ 2 | – | nein | nein | ja |
| 1. 7. | 12. 55–13. 55 | – | – | – | – | – |
| 3. 7. | 8. 05– 9. 05 | – | – | – | – | – |
| 3. 7. | 11. 05–13. 05 | – | – | – | – | – |
| 5. 7. | 11. 40–12. 40 | – | – | – | – | – |
| 6. 7. | 12. 30–13. 30 | ♀ 1 | 16 | ja | ja | ja |
| 8. 7. | 14. 20–16. 20 | ♀ 1 | 15 | nein | nein | ja |
| 9. 7. | 8. 30– 9. 30 | – | – | – | – | – |
| 10. 7. | 14. 55–15. 55 | – | – | – | – | – |
| 11. 7. | 8. 05– 9. 05 | – | – | – | – | – |
| 12. 7. | 11. 05–12. 05 | – | – | – | – | – |
| 13. 7. | 11. 15–12. 15 | – | – | – | – | – |
| 13. 7. | 13. 05–15. 05 | ♂ 1 | – | nein | nein | ja |

*Tabelle 4*

**Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen mit Kontraktionen bei D. muelleri**

1♂ und 4♀♀ in 20 Beobachtungsstunden, Darmstadt 5. 6. bis 12.6. 1975

| Beobachtungszeit | | Individuum | Anzahl der Kontraktionen | 5 min vorher Nahrungs-aufnahme | 10 min vorher Nahrungs-aufnahme | 5 min nachher Nahrungs-aufnahme |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 5.6. | 11.15–12.15 | – | – | – | – | – |
| 5.6. | 16.00–17.00 | – | – | – | – | – |
| 6.6. | 9.55–12.55 | – | – | – | – | – |
| 9.6. | 10.50–11.50 | – | – | – | – | – |
| 9.6. | 12.55–13.55 | – | – | – | – | – |
| 9.6. | 15.05–16.05 | – | – | – | – | – |
| 10.6. | 9.15–12.15 | ♂ 1 | 23 | nein | nein | nein |
| | | ♀ 5 | – | – | – | – |
| | | ♀ 5 | – | – | – | – |
| | | ♂ 1 | 22 | ja | ja | nein |
| | | ♀ 3 | 19 | ja | ja | ja |
| | | ♀ 2 | – | nein | nein | nein |
| | | ♀ 2 | – | nein | nein | nein |
| 10.6. | 13.00–14.00 | – | – | – | – | – |
| 10.6. | 15.00–16.00 | ♀ 5 | 15 | – | – | – |
| 11.6. | 11.55–12.55 | – | – | – | – | – |
| 11.6. | 14.15–16.15 | ♀ 4 | 20 | – | – | – |
| | | ♀ 4 | – | – | – | – |
| | | ♂ 1 | – | nein | nein | nein |
| | | ♀ 3 | 4 | nein | ja | ja |
| | | ♀ 2 | 20 | nein | ja | nein |
| | | ♀ 5 | 17 | – | – | – |
| 12.6. | 9.25–10.25 | ♀ 2 | 26 | nein | nein | nein |
| 12.6. | 13.15–16.15 | ♀ 2 | – | nein | nein | nein |
| | | ♀ 5 | – | – | – | – |
| | | ♀ 4 | – | – | – | – |
| | | ♀ 2 | – | ja | ja | ja |

*P. xanthopus* 20 Stunden lang und notierte die Zahl wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen mit Kontraktionsphasen. Es ergaben sich folgende, mit denen von Grant (1974) direkt vergleichbare Werte:

*M. dorsalis:* 0,2 wiederkäuähnliche Verhaltensweisen pro Tier pro Stunde

*D. muelleri:* 0,19 wiederkäuähnliche Verhaltensweisen pro Tier pro Stunde

*P. xanthopus:* keine wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen mit Kontraktionsphasen, solche aber außerhalb des 20stündigen Beobachtungszeitraums und im Freiland mehrmals gesehen.

Die Werte für *M. dorsalis* und *D. muelleri* sind fast identisch mit denen von Grant (1974) für *M. giganteus* aus dem Freiland. Dabei ist zu berücksichtigen, daß das nur Durchschnittswerte sind, die auf geringer absoluter Häufigkeit (Tab. 3, 4) und hoher individueller Variabilität beruhen.

Bei einem Weibchen von *M. dorsalis* beobachtete ich wiederkäuähnliche Verhaltensweisen mit Kontraktionen in einer Stunde sechsmal, bei einem anderen Weibchen in 20 Stunden dagegen nur einmal. Anhand von hochgewürgten und nicht wieder aufgenommenen festen Ballen von *S. brachyurus,* die in Versuchskäfigen mit Drahtböden gehalten wurden, glauben Barker et al. (1963) diese individuelle Variabilität aufgezeigt zu haben. Da offenbar nicht die Anzahl wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen, sondern nur die Anzahl der ausgestoßenen Ballen registriert wurde, könnte es sich dabei auch um individuelle Unterschiede in der Beschaffenheit des hochgewürgten Mageninhalts oder um individuelle Unterschiede in der Art des Hochwürgens handeln. Frith und Calaby (1969) vermuten, daß die Häufigkeit wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen individuell verschieden sei.

Die Beobachtungen von GRANT (1974) an *M. giganteus* lassen vermuten, daß Häufigkeit und Dauer wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen von der Beschaffenheit der Nahrung, z. B. vom Rohfasergehalt abhängig ist, wie HENDRICHS (1965) für Ruminantia gezeigt hat.

Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen mit Kontraktionen beanspruchten bei den von mir beobachteten Einzeltieren von *M. dorsalis* und *D. muelleri* durchschnittlich etwa 10 min pro Tag. HENDRICHS (1965) gibt als durchschnittliche Dauer wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen bei Macropodinae mehr als eine Stunde, minimal 30 min, maximal 200 min an. Seine Angaben beziehen sich auch auf wiederkäuähnliche Verhaltensweisen ohne Kontraktionsphase (HENDRICHS pers. Mitt.).

## Zeitpunkt des Auftretens wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen

Gewöhnlich wird angegeben, daß Hochwürgen von Futterbrei nach dem Fressen zu beobachten sei, z. B. RUSSELL (1970) bei *M. rufus* und MOLLISON (1960) bei *M. rufogriseus*, oder daß es meist während des Fressens und nur selten außerhalb der Freßphasen aufträte, z. B. HERRMANN (1965) bei *M. giganteus*. GERMANN-MEYER (1974) unterscheidet bei *M. giganteus* Hochwürgen während des Fressens, das von heftigen Körperkontraktionen eingeleitet wird und Kauen während Ruhephasen, bei dem Kontraktionen nicht auftreten. MOIR et al. (1956) sahen Kauen ohne vorangegangene Ausdehnungsphase bei nicht näher bezeichneten Känguruharten manchmal mehrere Stunden nach dem Fressen.

Die Beziehung zwischen Zeitpunkt des Auftretens wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen mit Kontraktionen und Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme wird aus Tab. 3/4 für *M. dorsalis* und *D. muelleri* deutlich. Bei *D. muelleri* erfolgten wiederkäuähnliche Verhaltensweisen in etwa der Hälfte der Fälle in Phasen des Tagesablaufs, in denen auch Nahrungsaufnahme beobachtet wurde, um ein zeitliches Maß anzugeben, in einem Zeitraum von insgesamt 15 min vor oder nach einer Freßverhaltensweise. In etwa der Hälfte der Fälle traten wiederkäuähnliche Verhaltensweisen mit Kontraktionen während Ruhephasen, seltener auch während Putzphasen auf. Bei *M. dorsalis* herrschten ähnliche Verhältnisse.

## Soziale Aspekte wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen

Reaktionen von Artgenossen auf wiederkäuähnliche Verhaltensweisen eines Gruppenmitglieds beobachtete ich bei *M. rufogriseus*, *M. dorsalis*, *P. xanthopus* und *D. muelleri* häufig. Während der Kontraktionsphase kamen ein oder zwei Gruppenmitglieder rasch heran und nahmen während des Züngelns Schnauzen-Schnauzen Kontakt mit dem Tier auf, das gerade Nahrung heraufgewürgt hatte. Bei *D. muelleri* sah ich, daß das herankommende Tier am Mund des Tieres leckte, das gerade hochgewürgten Futterbrei kaute. Gleiches beobachtete VOLGER (pers. Mitt.) an *Macropus eugenii*. Die Reaktion der kauenden Tiere bestand immer nur in Ausweichbewegungen mit dem Kopf, nie in Abwehr, etwa durch Schläge der Vorderbeine. Ohne Zweifel versuchen einzelne Gruppenmitglieder von dem Futterbrei, der während des Züngelns manchmal aus dem Mund herausfließt, zu fressen. Da sie schon während der Kontraktionsphase auf das Tier zugehen, das gerade eine wiederkäuähnliche Verhaltensweise zeigt, müssen sie mit diesem Vorgang vertraut sein. Es wäre möglich, daß symbiontische Mikroorganismen, die den Mittelmagen besiedeln, auf diese Weise von Känguruh zu Känguruh weitergegeben werden.

## Auftreten wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen während der Jugendentwicklung

Die Beobachtungen über das erstmalige Auftreten wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen im Verlauf der Jugendentwicklung von Känguruhs sind bisher äußerst spärlich. Bei *M. giganteus* sah GERMANN-MEYER (1974) wiederkäuähnliche Verhaltensweisen mit und ohne Kontraktionsphase erstmals zwischen dem 11. und 18. Lebensmonat. Bei einem Jungtier von

*M. rufogriseus* beobachtete ich Kontraktionen und anschließendes Kauen hochgewürgten Futters erstmals im Alter von etwa $8^1/_2$ Monaten (SCHÜRER 1973). Zu diesem Zeitpunkt wurde es von seiner Mutter noch gesäugt, nahm also nur einen Teil der Nahrung in fester Form auf.

## Diskussion

Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen sind bisher von 24 Känguruharten aus 9 Gattungen bekannt und kommen zumindest bei *M. giganteus* (GERMANN-MEYER 1974), *M. rufogriseus*, *M. dorsalis* und *D. muelleri* in zwei verschiedenen Formen vor. Da von etwa der Hälfte der Känguruharten derartige Beobachtungen noch fehlen, ist es noch zu früh, wiederkäuähnliche Verhaltensweisen generell allen Känguruhs zuzuschreiben.

Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen kommen nicht nur bei Känguruharten vor, die sich vorwiegend von Gräsern ernähren und hypsodonte Molaren haben, sondern auch bei solchen, die überwiegend Laub- und Früchtefresser mit brachyodonten Molaren sind. Das beweisen die Beobachtungen an *D. dorianus* (GANSLOSSER, 1977) und *D. muelleri.* Beim brachyodonten *D. muelleri* sind wiederkäuähnliche Verhaltensweisen etwa ebenso häufig wie beim hypsodonten *M. dorsalis.*

Der Verlauf der wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen mit Kontraktionsbewegungen war bei Einzeltieren der darauf besonders untersuchten Arten *M. rufogriseus*, *M. dorsalis* und *D. muelleri* von Fall zu Fall in Einzelheiten wie Zahl der Kontraktionen, Absenken oder Anheben des Kopfes im Verlauf der Kontraktionen, Sichtbarwerden der Zunge beim Einfließen des Futterbreis in den Mund und Dauer der Kauphase so variabel, daß nicht einmal eine innerartliche Norm aufgestellt werden kann und auf einen Vergleich auf Artebene verzichtet werden muß. Ob das Ausspeien hochgewürgten Futterbreis ein Kennzeichen aller oder einiger Potoroinae ist, müssen weitere Beobachtungen ergeben. Bei den Macropodinae ist es mit Ausnahme von *L. fasciatus* und *S. brachyurus* (BARKER et al. 1963) letztere allerdings in Stoffwechselkäfigen untergebracht, nicht bekannt, sieht man von dem Herausfließen kleiner Mengen flüssigen Nahrungsbreis aus den Mundwinkeln ab.

Die Ansicht von BARKER et al. (1963), wiederkäuähnliche Verhaltensweisen kämen nur selten vor, im Durchschnitt höchstens einmal am Tag, die sich auf Beobachtungen an *S. brachyurus* gründet, ist sicher nicht allgemeingültig. Wie die Beobachtungen von HENDRICHS (1965) an mehreren Känguruharten, von GRANT (1974) und GERMANN-MEYER (1974) an *M. giganteus* und meine Beobachtungen an *M. rufogriseus* (SCHÜRER 1973), *M. dorsalis* und *D. muelleri* zeigen, treten wiederkäuähnliche Verhaltensweisen zwar nicht in großer Häufigkeit aber doch regelmäßig auf.

Die Beobachtung von GERMANN-MEYER (1974) an *M. giganteus*, daß heftige Kontraktionsbewegungen nur während des Fressens vorkommen und dabei nur einzelne schlecht gekaute Futterpartikel hochgewürgt werden, gilt sicher nicht für alle Känguruharten. Derartiges von Kontraktionen begleitetes wiederkäuähnliches Verhalten tritt zumindest bei *M. rufogriseus, M. dorsalis, D. muelleri* und *P. xanthopus* nicht nur während des Fressens, sondern auch während des Ruhens und während Körperpflegehandlungen auf.

Die Frage nach dem biologischen Sinn wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen ist bisher noch nicht befriedigend beantwortet. Der Ansicht von FRITH und CALABY (1969), sie seien wahrscheinlich bedeutungslos, möchte ich mich nicht anschließen. Dagegen spricht, daß wiederkäuähnliche Verhaltensweisen bei sehr vielen Känguruharten regelmäßig, wenn auch nicht allzu häufig auftreten und daß es sinnvolle Erklärungen für mögliche physiologische Funktionen wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen gibt.

In den Grundzügen der Physiologie und Morphologie des Verdauungstraktes ähneln Känguruhs den Ruminantia, in Einzelheiten des Ablaufs der wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen unterscheiden sie sich von ihnen aber erheblich:

– Känguruhs kauen das Futter im Gegensatz zu den Ruminantia schon vor dem erstmaligen Abschlucken gut durch (Barker et al. 1963; Schürer 1973).
– Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen setzen bei Känguruhs häufig unvermittelt während des Ruhens, des Putzens oder sogar während der Aufnahme frischen Futters ein.
– Ein Appetenzverhalten z. B. Aufsuchen bevorzugter Orte ist im Gegensatz zum Wiederkäuen der Ruminantia nicht zu erkennen.

Die wiederkäuähnliche Verhaltensweise mit einer Kontraktionsphase unterscheidet sich vom Wiederkäuen der Ruminantia noch wesentlich stärker als die wiederkäuähnliche Verhaltensweise ohne Kontraktionsphase:
– Sie dauert pro Tag nur wenige min im Gegensatz zum Wiederkäuen der Ruminantia, das bis zu 40% des Tagesablaufs in Anspruch nehmen kann (Porzig 1969).
– Sie erfolgt meist nicht im Liegen, bei Ruminantia ist Wiederkäuen im Liegen sehr häufig (Hendrichs 1965).
– Das Hochwürgen erfordert im Gegensatz zum Wiederkäuen der Ruminantia eine erhebliche Anstrengung, zumindest erscheint das dem Beobachter so.

Die wiederkäuähnliche Verhaltensweise ohne Kontraktionsphase hat bei *M. dorsalis, M. rufogriseus, D. muelleri* und *P. xanthopus* wegen zu seltenen Auftretens im Vergleich zu den wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen mit Kontraktionen keine überragende Bedeutung. Bei den Riesenkänguruhs scheinen die Verhältnisse nach den Beobachtungen von Hendrichs (1965) und Germann-Meyer (1974) aber anders zu sein.

Unabhängig davon, ob wiederkäuähnliche Verhaltensweisen bei Känguruhs von Kontraktionen begleitet werden oder nicht, kommt dem erneuten Zerkleinern der Nahrungsstoffe, eine der wichtigsten Funktionen des Wiederkäuens bei Ruminantia, wahrscheinlich nur untergeordnete Bedeutung zu. Nur Mollison (1960), der Futterbrei aus den Mägen erlegter *M. rufogriseus* mit rejektiertem, aus dem Mund geflossenen Futterbrei verglich, stellte fest, daß die Nahrung bei erneutem Kauen etwas stärker zerkleinert wurde. Germann-Meyer (1974) betont die Zerkleinerungsfunktion beim erneuten Kauen hochgewürgten Futterbreis nach Kontraktionen, berichtet aber, daß sie bei *M. giganteus* nach dem Hochwürgen nie feste Nahrungspartikel habe erkennen können. Nach Kontraktionen ausgespiener Futterbrei war bei *P. tridactylus* sehr stark zerkaut und dünnflüssig. Futterbrei, der *M. rufogriseus, M. dorsalis* und *D. muelleri* nach Kontraktionen aus dem Mund geflossen ist, war stets sehr dünn. Die Beobachtungen von Barker et al. (1963) an *S. brachyurus*, die hochgewürgten Ballen von Mageninhalt festerer Konsistenz fanden, sind nur unter Vorbehalten zu verwerten, da nicht sicher ist, ob es sich um normale, nicht haltungsbedingte, Rejektionsvorgänge gehandelt hat.

Um so größere Bedeutung dürfte der zweiten Hauptfunktion des Wiederkäuens bei Ruminantia – dem erneuten gründlichen Einspeicheln des hochgewürgten Futterbreis im Mund und pH-Pufferung des Vormageninhalts durch Speichelbestandteile in analoger Weise den wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen der Känguruhs beizumessen sein. Die physiologischen Grundlagen, sehr starke Ausbildung der Parotisdrüsen, und die Verhaltensgrundlagen dafür sind bei Känguruhs gegeben. Es erscheint z. B. denkbar, daß wiederkäuähnliche Verhaltensweisen dann unvermittelt einsetzen, wenn pH-Grenzwerte im vordersten Magenabschnitt unterschritten werden. Diese Möglichkeit wäre zu untersuchen.

Als weitere mögliche Funktion der wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen bei Känguruhs wäre eine Verbesserung der Amylasewirkung des Speichels in erneut eingespeicheltem Futterbrei denkbar. Wiederkäuähnliche Verhaltensweisen könnten auch im Zusammenhang mit Transportvorgängen im Magen stehen. Physiologische Untersuchungen sind notwendig um die Funktion wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen voll zu verstehen.

Betrachtet man die wiederkäuähnlichen Verhaltensweisen von der morphologischen, physiologischen und Verhaltensseite, und vergleicht sie mit dem Wiederkäuen der Ruminantia, so stellt man fest, daß die größten Übereinstimmungen auf physiologischem Gebiet, die geringsten erstaunlicherweise in den dazugehörigen Verhaltensweisen bestehen. Wieder-

käuähnliche Verhaltensweisen bei Känguruhs sind eine Konvergenzerscheinung zum Wiederkäuen der Ruminantia, man sollte für sie nicht vorbehaltlos die Bezeichnung „Wiederkäuen" benutzen.


### Danksagung

Für die Unterstützung dieser Arbeit danke ich allen Kollegen, die mir ihre Känguruhs zu Beobachtungen zur Verfügung gestellt haben, Herrn Herman Reichenbach, Hamburg, für die Hilfe bei der Abfassung des Abstracts und besonders Herrn Dr. Peter Langer, Gießen, für die Durchsicht des Manuskripts und viele wertvolle Hinweise.



### Zusammenfassung

Untersucht wurden wiederkäuähnliche Verhaltensweisen bei Känguruhs, die bisher bei Angehörigen von 24 Känguruharten aus 9 Gattungen beobachtet werden konnten. Sie kommen in zwei verschiedenen Formen vor, von denen sich eine durch heftige Kontraktionen des gesamten Oberkörpers auszeichnet. Sie treten sowohl bei überwiegend gras- als auch bei überwiegend laubfressenden Känguruharten auf und wurden auch bei einem Angehörigen der Unterfamilie Potoroinae nachgewiesen. Im Vergleich zum Wiederkäuen der Ruminantia ist die Dauer wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen im gesamten Tagesablauf bei Känguruhs verhältnismäßig kurz, auch kauen Känguruhs ihre Nahrung schon vor dem erstmaligen Abschlucken gründlich durch. Das erneute Einspeicheln des hochgewürgten Futterbreis könnte u. a. eine wichtige Funktion wiederkäuähnlicher Verhaltensweisen von Känguruhs sein, die insgesamt als Konvergenzerscheinung zum Wiederkäuen der Ruminantia angesehen werden können.


### Literatur


Archer, M. (1974): Regurgitation or mercysm in the western native cat, *Dasyurus geoffroii,* and the red-tailed wambenger, *Phascogale calura* (Marsupialia, Dasyuridae). J. Mammalogy **55**, 448–452.

Barbour, R. A. (1977): Anatomy of marsupials. In: The biology of marsupials. Hrsg. von B. Stonehouse and D. Gilmore. London u. Basingstoke: The Macmillan Press. S. 237–272.

Barker, S.; Brown, G. D.; Calaby, J. H. (1963): Food regurgitation in macropodidae. Aust. J. Sci. **25**, 430–432.

Breeden, S.; Breeden, K. (1966): The life of the kangaroo. Sydney: Angus and Robertson.

Calaby, J. H. (1958): Studies on marsupial nutrition. II. The rate of passage of food and digestability of crude fibre and protein by the quokka, *Setonix brachyurus* (Quoy and Gaimard). Australian J. Biol. Sci. **2**, 571–580.

Dawson, T. J. (1977): Kangaroos. Sci. American **237**, 78–89.

Dellow, D. W. (1978): Stomach structure and flow of digesta in macropod marsupials. Australian Mammal Society Incorporated Bulletin **5**, 25–26.

Fleay, D. (1961): Breeding the mulgara. Victorian Nat. **78**, 160–167.

Forbes, D. K.; Tribe, D. E. (1969): Salivary glands of kangaroos. Aust. J. Zool. **17**, 765–775.

Frith, H. J.; Calaby, J. H. (1969): Kangaroos. Melbourne, Canberra, Sydney: Cheshire.

Ganslosser, U. (1977): Beobachtungen an Doria-Baumkänguruhs (*Dendrolagus dorianus*) und Grauen Baumkänguruhs (*Dendrolagus inustus*) in Zoologischen Gärten. Zool. Anz. **198**, 393–412.

Germann-Meyer, V. (1974): Verhaltensstudien am Grauen Riesenkänguruh *Macropus* (*Macropus*) *giganteus*. Gefangenschaftsbeobachtung. Zürich: Juris Verlag.

Goffart, M. (1971): Function and form in the sloth. New York, Toronto, Sydney, Braunschweig: Pergamon Press.

Grant, T. R. (1974): Observations of enclosed and free-living grey kangaroos. Z. Säugetierkunde **39**, 65–78.

Griffiths, M.; Barton, A. A. (1966): The ontogeny of the stomach in the pouch young of the red kangaroo. CSIRO Wildl. Res. **11**, 169–185.

Hendrichs, H. (1965): Vergleichende Untersuchung des Wiederkauverhaltens. Biolog. Zentralblatt **84**, 681–751.

Herrmann, D. (1965): Ruminatio beim Grauen Riesenkänguruh *M. giganteus*. Zoolog. Garten N. F. **31**, 212–213.

Hill, W. C. O. (1958): Pharynx, oesophagus, stomach, small and large intestine. Form and Position. In: Primatologia, Handbuch der Primatenkunde. Bd. 3, Teil 1. Hrsg. von H. Hofer, A. H. Schultz und D. Starck. Basel, New York: S. Karger. S. 139–207.

Hollihn, K.-U. (1971): Das Verhalten von Guerezas (*Colobus guereza* und *Colobus polycomos*), Nasenaffen (*Nasalis larvatus*) und Kleideraffen (*Pygathrix nemaeus*) bei der Nahrungsaufnahme und ihre Haltung. Z. Säugetierkunde **36**, 65–95.

Home, E. (1814): Lectures on comparative anatomy. Vol. 1. London: W. Bulmer and Co.

Jones, F. W. (1923–25): The mammals of South Australia. Adelaide: Govt. Printer.

Kaufmann, J. H. (1974): Social ethology of the whiptail wallaby, *Macropus parryi*, in northeastern New South Wales. Anim. Behav. **22**, 281–369.
Langer, P. (1975): Macroscopic anatomy of the stomach of the Hippopotamidae Gray, 1821. Zbl. Vet. Med. C **4**, 334–359.
— (1978): Anatomy of the stomach of the collared peccary, *Dicotyles tajacu* (L., 1758) (Artiodactyla, Mammalia). Z. Säugetierkunde **43**, 42–59.
Moir, R. J.; Somers, M.; Waring, H. (1956): Studies on marsupial nutrition. I. Ruminant-like digestion in a herbivorous marsupial (*Setonix brachyurus* Quoy and Gaimard). Aust. J. biol. Sci. **9**, 293–304.
Mollison, B. C. (1969): Food regurgitation in Bennetts's wallaby, *Protemnodon rufogrisea* (Desmarest) and the scrub wallaby, *Thylogale billardierii* (Desmarest). CSIRO Wildl. Res. **5**, 87–88.
Morton, S. R.; Burton, T. C. (1973): Observations on the behaviour of the macropod marsupial *Thylogale billardierii* in captivity. Aust. Zoologist **18**, 1–14.
Owen, R. (1835): On the anatomy of *Macropus parryi*, Benn. Proc. Zool. Soc. London 1835, 152.
Porzig, E. (1969): Das Verhalten landwirtschaftlicher Nutztiere. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag.
Ride, W. D. L. (1959): Mastication and taxonomy in the macropodine skull. In: Function and Taxonomic Importance. No. 3. Hrsg. von A. J. Cain. London: Systematics Assn. Publ. S. 33–59.
Russell, E. (1970): Observations on the behaviour of the red Kangaroo (*Megaleia rufa*) in captivity. Z. Tierpschol. **27**, 385–404.
Schultz, W. (1976): Der Magen-Darm-Kanal der Monotremen und Marsupialier. Handbuch der Zoologie. Hrsg. von J.-G. Helmcke, D. Starck und H. Wermuth. Berlin, New York: De Gruyter. 8. Bd. 53. Lfg. S. 1–117.
Schürer, U. (1973): Verhaltensbeobachtungen am Bennettskänguruh *Macropus rufogriseus fruticus* Ogilby, 1838 mit besonderer Berücksichtigung der Bewegungsweisen. Diplomarbeit, Freie Universität Berlin.
— (1978): Vergleichende Untersuchung des Ruheverhaltens von Känguruhs (Macropodidae). Diss. FU Berlin.
Tyndale-Biscoe, H. (1973): Life of marsupials. London: Edward Arnold.
Ullrich, W. (1961): Zur Biologie und Soziologie der Colobusaffen (*Colobus guereza caudatus* Thomas, 1885). Zool. Garten N. F. **25**, 305–368.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. Ulrich Schürer, Zoologischer Garten, Hubertusallee 30, D-5600 Wuppertal 1

# The reproductive biology of Suncus murinus L. in Rangoon, Burma[1]

By J. E. Brooks, P. T. Htun, D. W. Walton, H. Naing and M. M. Tun

*From the Rodent Control Demonstration Unit, World Health Organization, Rangoon, Burma*

*Receipt of Ms. 21. 5. 1979*

## Abstract

Observations on the reproductive biology of *Suncus murinus* in Rangoon, Burma, are described. Males grew to a significantly greater length and weight than females. Maximum weight for males was 110 g; for non-pregnant females, 80 g. Males predominated in the captures by a ratio of 1:0.7.

All males had reached fertility at 52 g body weight and 124 mm head and body length. Sexual maturity in females, as judged by either visible corpora lutea, visible pregnancy or lactation, occurred as early

[1] The work of the Rodent Control Demonstration Unit is supported by grants from the Governments of Denmark (DANIDA), the United Kingdom (Colombo Plan), and the Federal Republic of Germany to the World Health Organization and the Government of Burma.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4501-0012 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 12–22
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

as 20 g body weight and 98 mm head and body lenght. The 50% point for pregnancy and/or lactation occurred at 32 g and 108 mm.

Overall, 59% of all adult females were visibly pregnant, and another 10% were lactating but not visibly pregnant, giving 69% showing breeding activity. Of the pregnant animals 26% were also lactating, probable indirect evidence of postpartum conception. Mean litter size was 2.99 ± 1.21 (S.D.). Intrauterine mortality accounted for a loss of 0.87 embryo from the early stage of pregnancy to the late (3.34 to 2.47 mean number of embryos). The corrected litter size of 2.47 was used to calculate production of young which ran 24.2 per breeding female per year.

Prevalence of pregnancy was highest in the cool, dry months of January through March and the hot months of April through June, covering the transition into the monsoon season. The monsoon rains apparently exert a depressing effect on pregnancy and only during the monsoon months were more pregnant females found indoors than outdoors.

*Suncus*, despite its longer gestation period and smaller litter size, can maintain its populations in relation to the rat species in the urban commensal fauna. It does this, in part, by maintaining a higher prevalence of pregnancy, breeding at an earlier age, and commonly breeding post-partum resulting in a short interval between successive litters. Other factors regarding its role as a scavenging insectivore and the possibility of differential mortality during critical periods are speculated as helping in defining its success in the tropical urban environment.

## Introduction

The house or musk-shrew, *Suncus murinus*, is a common commensal small mammal in many places in Southeast Asia, as well as India, Asia Minor, Madagascar, Taiwan, Japan and Guam. Its geographic distribution is generally regarded as having been influenced by man (de Vos et al. 1956; Ellerman and Morrison-Scott 1966; Barbehenn 1974). It is in close contact with both man and other commensal small mammals over much of its geographic range (Harrison 1974). This species has only recently been recognized as of probable public health importance in urban areas because of its reported association with plague in Burma, Vietnam and Taiwan (Brooks et al. 1977; Cavanaugh et al. 1968; Marshall et al. 1967; McNeil et al. 1968). It has been implicated as a potential reservoir in other diseases as well. Kyasanur Forest Disease (KFD) virus was isolated from *S. murinus* in India (Boshell et al. 1968). It was found infected with *Leptospira* in Malaysia (Smith et al. 1961), the Philippines and Taiwan (Kundin et al. 1970) and Indonesia (Van Peenen et al. 1971). Recent unpublished data obtained in Rangoon indicates the possible involvement of *S. murinus* in the epizootiology of murine typhus, and it is an important host for the primary vector of plague, *Xenopsylla cheopis* (Walton et al. 1978).

In Rangoon, *S. murinus* has been trapped in association with several commensal rodent species: *Rattus rattus, R. norvegicus, R. exulans, Bandicota bengalensis* and *Mus musculus. Suncus murinus* was found to be distributed throughout the city, both indoors and outdoors, and comprised 18% of over 8,000 captures of commensal small mammals. Though generally captured at ground level, some individuals were obtained from the upper floors of offices, flats and houses.

The following observations are based upon data collected by the Rodent Control Demonstration Unit of the World Health Organization in cooperation with the Ministry of Health of the Socialist Republic of the Union of Burma as part of a survey of the small mammal fauna of the city of Rangoon. Since there are few published observations on the reproductive biology of this species in the wild (Barbehenn 1962; Deshpande 1960; Harrison 1955; Louch et al. 1966), the data from Rangoon, Burma, are reported and comparisons made with the previous studies.

## Materials and methods

Animals were captured in locally-made wooden live traps, usually baited with dried fish, and brought to the laboratory while still in the traps. There they were anaesthetized, combed for ectoparasites and some were bled by cardiac puncture. Individual shrews were then sexed, weighed and measured. All mea-

surements are given in millimetres and weights in grams. Body weight to the nearest gram was obtaines by means of a Pesola spring scale.

At necropsy, reproductive condition was noted on all females: location and number of visible mammaries, lactation, visible pregnancy and size of embryos, presence of visible corpora lutea and presence of placental scars. From a sample of captured males, testes were removed and weighed to the nearest 10 mg on a torsion balance and the visibility of spermatogenic tubules under 10 x magnification was scored as none, barely visible, visible but not prominent, and prominently visible. Samples were obtained from all months of the year.

*Table 1*

**Mean (±1 SD) body weight and body length in Suncus murinus from Rangoon, Burma**

nonpregnant females only were used in calculation of mean body weight

| Head and body length size class mm | Males No. | Males Weight g | Females No. | Females Weight g | Probability of difference P = |
|---|---|---|---|---|---|
| 90– 99 | 5 | 30.0 ± 10.9 | 3 | 33.3 | N. S. |
| 100–109 | 30 | 32.0 ± 11,4 | 28 | 33.2 ± 10,8 | N. S. |
| 110–119 | 78 | 44.6 ± 14.7 | 82 | 37.5 ± 10.3 | N. S. |
| 120–129 | 209 | 52.4 ± 12.2 | 136 | 43.6 ± 10.5 | .01 |
| 130 – 139 | 393 | 63.6 ± 11.3 | 55 | 46.4 ± 11.4 | .01 |
| 140–149 | 245 | 69.7 ± 10.7 | 12 | 48.5 ± 8.6 | .01 |
| 150 –159 | 39 | 76.2 ± 11.5 | 1 | 42.0 | — |
| 160–169 | 6 | 74.7 ± 13.0 | 0 | — | — |
| 170–179 | 2 | 75.0 | 0 | — | — |
| Total | 1007 | | 317 | | |
| Mean body weight, g | | 60.9 ± 13.7 | | 41.6 ± 11.3 | |
| Maximum body weight, g | | | 110 | | 80 (non-pregnant) |
| Mean head and body length, mm | | | 133.2 ± 16.7 | | 121.3 ± 9.5 |

## Results

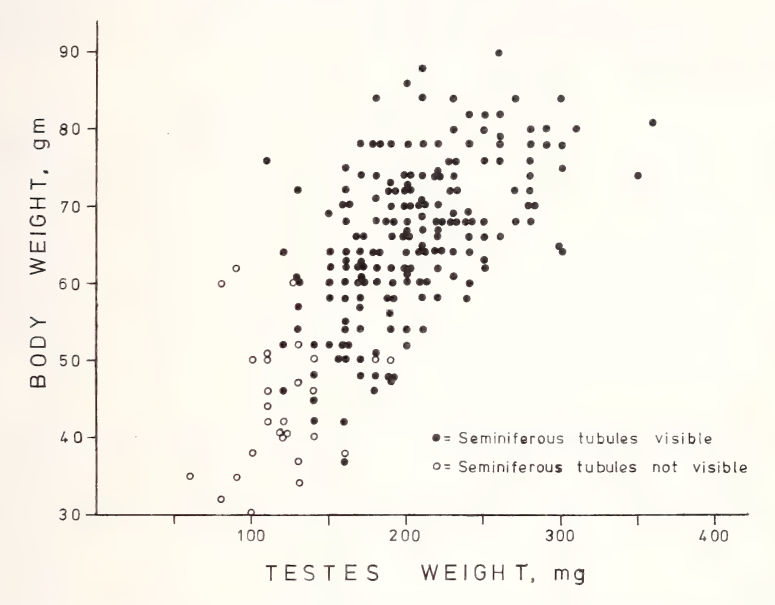
### Characteristics of the sample and sex ratio

The characteristics of the sample in terms of head and body length (HBL), body weight (BW) and sex ratio are given in Table 1. A total of 1688 shrews was examined; 1007 males and 681 females. Males grew to a greater body weight and longer body length than females, the differences in body weight being significant in all body lengths exceeding 120 mm (P = .01). Males predominated in the largest length classes. The maximum body weight recorded for males was 110 g; for non-pregnant females, 80 g, and for pregnant females, 90 g. The proportion of males to females in the sample was 1:0.7. This proportion differs significantly from a 1:1 sex ratio ($\chi^2$ = 62.9, P = .001).

### Sex maturation

Males: The testes of the musk shrew are retained permanently in the posterior position of the coelomic cavity in shallow evaginations called cremaster sacs (Deshpande 1959). Testes in which seminiferous tubules cannot be seen macroscopically are white or pale yellow. Those with visible but inconspicuous tubules are light green, while those with prominent tubules are a dark pea-green colour (Deshpande 1959; Dryden 1969). The size at sexual maturity of male *S. murinus* from Rangoon, based upon the 50% point in BW at which macroscopically

visible seminiferous tubules were seen in the testes, was 44.5 g. The point at which all males showed evidence of fertility based upon visible tubules in the testes occurred at 52 g BW and a HBL of 124 mm (Fig. 1). At this point and beyond, and at a testis weight of 160 mg, all males were fertile. No other significant correlation was noted between weight of the animal and weight of the testes. Minor seasonal changes in the testes were seen, with lesser weights in the cool season months of December through February and a drop in proportion of fertile males in the fall and winter (Table 2).




The relationship between body weight of male *Suncus murinus* and the weight and condition of the testes

Females: Size at sexual maturity in the female shrew is difficult to assess by the usual rodent criteria of opening of the vaginal orifice (which is concealed in the cloaca) and by visibility of corpora lutea. Because *Suncus murinus* is apparently an induced ovulator (Dryden 1969), corpora lutea would be present only following mating, Dryden (pers. comm.) states that the vaginal canal is open very early, probably at birth. Using the presence of corpora lutea, visible pregnancy and/or lactation, we can but report that one or more of these events were seen in females as small as 98 mm HBL and weighing as little as 20 g. A 50% point was derived for pregnancy and/or lactation; this occurred at 32 g BW and 108 mm HBL. For purposes of distinguishing sexually mature females we have arbitrarily used the body weight class of 20 to 29 g and the length size class of 100–109 mm in this study.

## Prevalence of breeding activity

The prevalence of pregnancy was determined from visible uterine swellings or visible embryos. Implantation in *Suncus murinus* takes place on day 7 (Dryden 1969) and the first visible swellings could probably be seen on day 8. Therefore pregnancy can be detected only in 22/30 (73%) of all females that might be pregnant. The figures given in Table 3 are only those visible pregnancies actually observed and no attempt has been made to correct the prevalence of pregnancy. There was a positive relationship between body size of the female (BW or HBL) and the prevalence of pregnancy.

A better indication of overall breeding activity in adult females is to include all lactating, but not visibly pregnant animals. When these are added to the proportion pregnant, the percent of all adult females giving evidence of active breeding is almost 69% (refer to Table 3). Concurrent pregnancy and lactation, an indication of probable post-partum breeding, was seen in 26% of the pregnant females.

Placental scars were seen only in some of the obviously mature or lactating animals and were not useful as a means of assessing past breeding performance. DRYDEN (pers. comm.) says that placental scars form but are not very obvious from external examination; they can be picked up microscopically as hemosiderin deposits. The duration of persistence of placental scars is not known.

## Seasonal changes in breeding activity

Over the 26-month period covered by this study pregnant females were found in all months of the year (Table 4). No significant difference was found by month in data from one year to the next so all data for 26 months are pooled to give the yearly pattern. There were only minor fluctuations in the total breeding activity when both pregnancy and lactation were considered, except for the month of December. The difference between the proportion breeding in each quarter of the year, however, was significant ($\chi^2 = 4.51$, $P = .05$). There was an indication that the breeding effort may be bimodal, with a peak in May and another peak in September to November, except for the anomaly of the October data.

*Table 2*

**Seasonal variation in testes weight and fertility in male Suncus murinus**

| | Winter | Spring | Summer | Fall |
|---|---|---|---|---|
| Sample size | 38 | 44 | 58 | 79 |
| Mean body weight, g | 61.7 | 65.3 | 62.2 | 61.7 |
| Mean testes weight mg/g body weight (± 1 SD) | 2.78 ± 0.55 | 3.11 ± 0.58 | 3.14 ± 0.58 | 3.16 ± 0.71 |
| Percent fertile | 82 | 93 | 93 | 87 |

## Litter size

The mean number of embryos in all pregnant females was determined to be 2.99 ± 1.21 (S. D.), ranging from 1 to 7. Litter size tended to increase with increasing HBL and BW of the female (Table 5). Intrauterine mortality was estimated by noting a decrease in litter size with advancing stages of pregnancy. Such a decrease was seen in Rangoon where the number of embryos in early stages of visible pregnancy (< 7 mm crown-rump length) averaged 3.34 per litter while in late stages (> 15 mm CR) it averaged only 2.47. This represents a loss of 0.87 embryo or a decrease of 26%.

## Prevalence of pregnancy by place of capture

A significant number of pregnant females was captured outdoors. When both pregnancy or lactation (all actively breeding females) were analyzed by place of capture (Table 6), a significant proportion was found outdoors ($\chi^2 = 5.44$, $P = .02$). The proportions for nonbreeding females, in contrast, did not show any difference between indoor vs. outdoor capture. An analysis of male *Suncus* showed that all sizes were captured in greater numbers outdoors (overall 59% from outdoors).

*Table 3*

**Relationship of head and body length and body weight to reproductive activity in female S. murinus**

| Head and body length mm | No. examined | Visibly pregnant % | Lactating % | Pregnant or lactating % | Body weight class g | No. examined | Visibly pregnant % | Lactating % | Pregnant or lactating % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 90– 99 | 4 | 25 | 0 | 25 | 20 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| 100–109 | 42 | 38 | 14 | 52 | 20–29 | 40 | 28 | 2 | 30 |
| 110–119 | 168 | 57 | 7 | 64 | 30–39 | 172 | 49 | 8 | 57 |
| 120–129 | 306 | 60 | 13 | 73 | 40–49 | 300 | 64 | 10 | 74 |
| 130–139 | 138 | 66 | 6 | 72 | 50–59 | 110 | 66 | 17 | 83 |
| 140–149 | 19 | 53 | 5 | 58 | 60–69 | 45 | 69 | 7 | 76 |
| 150–159 | 4 | 75 | 0 | 75 | 70 | 10 | 80 | 0 | 80 |
| Number over 100mm in body length and mean percent | 677 | 58.9 | 9.7 | 68.7 | Number over 20 g body weight and mean percent | 677 | 58.9 | 9.7 | 68.7 |

The place of capture showed a seasonal change from outdoors to indoors in both nonbreeding and breeding females during the monsoon months of July through September (Table 6). This may be due to the hardships that heavy rains would exert on females nesting outdoors and may or may not reflect an actual movement of breeding females into indoor habitats during the monsoon period. To a lesser degree, males were found indoors in greater proportion (but never a majority) during the monsoon months and the months immediately following.

## Discussion

*Suncus murinus* is noted for the significant sexual dimorphism in body weight and body length, males being longer and heavier (Barbehenn 1962; Harrison 1955; Louch et al. 1966). Growth data provided by Dryden (1968) indicated that from about 20 days following birth, males tended to become heavier than females and continued to do so until at least 120 days old. We found, also, that at equivalent HBL's males were significantly heavier from 120 mm HBL and greater. Mean HBL's and weights of male *S. murinus* from Rangoon averaged 11.9 mm and 19.3 g, respectively, greater than those of females for the entire sample.

One difficulty in drawing comparisons between the several *S. murinus* populations that have been studied is the extreme variation in the adult weights of this species from different geographic localities. The heaviest *S. murinus* were reported from Calcutta by Louch et al. (1966) who found that male shrews averaged 105,6 g in weight and females, 67.6 g. The heaviest male weighed 177 g. The smallest *S. murinus* were recorded from Guam by Barbehenn (1962), who noted the mean weight of males to be 30 g (maximum 46 g) and that of females as 21 g (maximum 29 g). *Suncus murinus* from Rangoon are somewhat larger than those from Malaysia (Harrison 1955) but considerably smaller than those from Calcutta.

The unequal sex ratio in our sample was due partly to the same factor as suggested

*Table 4*

**Monthly prevalence of pregnancy or lactation in S. murinus from Rangoon**

| Month | Total adult females examined[1] | No. pregnant | No. lactating | % pregnant or lactating |
|---|---|---|---|---|
| Jan. | 59 | 34 | 3 | 62.7 |
| Feb. | 36 | 23 | 3 | 72.2 |
| Mar. | 74 | 44 | 7 | 68.9 |
| Apr. | 70 | 45 | 7 | 74.3 |
| May | 58 | 41 | 4 | 77.6 |
| June | 65 | 37 | 9 | 70.7 |
| July | 39 | 18 | 7 | 64,1 |
| Aug. | 47 | 26 | 4 | 63.8 |
| Sept. | 48 | 35 | 3 | 79.2 |
| Oct. | 71 | 35 | 9 | 62.0 |
| Nov. | 61 | 41 | 7 | 78.7 |
| Dec. | 49 | 20 | 3 | 46.9 |
| Totals | 677 | 399 | 66 | 68.7 |

[1] All females exceeding 100 mm head and body length or 20 g body weight.

*Table 5*

**Litter size in relation to weight and length of female S. murinus**

| Female body weight g | Mean no. embryos ± S.D. | Female head and body length mm | Mean no. embryos ± S.D. |
|---|---|---|---|
| 20–29 | 3.67 ± 0.8 | 100–109 | 2.81 ± 1.1 |
| 30–39 | 2.69 ± 1.0 | 110–119 | 2.79 ± 1.0 |
| 40–49 | 2.84 ± 1.2 | 120–129 | 2.89 ± 1.2 |
| 50–59 | 3.43 ± 1.2 | 130–139 | 3.42 ± 1.2 |
| 60–69 | 3.40 ± 1.4 | 140– | 3.85 ± 1.7 |

by Harrison (1955); i.e., the inefficiency of the traps for the samaller animals. A number of our live-capture traps were medofied in July 1976, by the addition of smaller aperture wire mesh. Prior to that date, in 8 months of trapping, we had captured a total of 95 male shrews, while only 11 females were taken. After modifying the traps in July, we captured 104 males and 80 females in the next 4 months. Even so, subsequent captures have still given an unequal number of 912 males to 670 females, or a ratio of 1 to 0.7. This ratio also differs significantly from equality ( $\chi^2$ = 37.0; P = .001). These results may be due in part to the greater activity of males.

The size at sexual maturity in male *S. murinus* from the various geographic populations correlates well with the variations in body size of adults reported from the several areas. Calculations from Dryden's (1968, 1969) data on *S. murinus* from Guam approximate a 50% point of fertility in males of 22.0 g (about 45 days old). Hasler et al. (1975) confirmed in their work that the Guam stock of *S. murinus* first showed sperm in the epididymis at about the age of 45 days. Harrison (1955) gave the 50% point for fertility (as judged by sperm in the epididymis) in males from Malaysia as 31.5 g and the 95% point as 46.1 g. The 50% point at sexual maturity of male *S. murinus* from Rangoon, based upon the evidence of macroscopically visible seminiferous tubules in the testes, was 44.5 g BW and the point at which all males showed evidence of fertility occurred at 52 g BW and 124 mm HBL.

The small seasonal fluctuation in testes weights as noted in Rangoon *Suncus* was also re-

*Table 6*

**Prevalence of breeding activity in female Suncus by place of capture and by season**
number captured

| | Place of capture | | |
|---|---|---|---|
| | Indoors | Outdoors | Totals |
| Pregnant or lactating | 190 | 274 | 464 |
| Not pregnant or lactating | 109 | 107 | 216 |
| Totals | 299 | 381 | 680 |

| | Season of capture | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Winter | Spring | Summer | Fall | Totals |
| Active breeders | | | | | |
| Outdoors | 76 | 86 | 43 | 69 | 274 |
| Indoors | 38 | 56 | 49 | 47 | 190 |
| Non-breeders | | | | | |
| Outdoors | 34 | 30 | 15 | 28 | 107 |
| Indoors | 22 | 23 | 26 | 38 | 109 |

ported by LOUCH et al. (1966) in Calcutta and HARRISON (1955) in Malaysia. The fluctuation in male fertility in the fall and winter does correlate somewhat with the prevalence of pregnancy in females, where a drop in prevalence occurs in the fall sample. The population size composition of the male shrews did not vary significantly with the seasons and therefore should not be a factor in the fluctuations of pregnancy and lactation in females.

The size of female *S. murinus* at sexual maturity shows a positive correlation to the body size of adults from the several geographic populations. HARRISON (1955) recorded 27 g as the smallest pregnant females seen in Malysia. DRYDEN (1969) reported that four captive *S. murinus* females bred as early as 30 days old and one at 36 days. All five females nursed and weaned their young. Using these ages and extrapolating from the growth data from DRYDEN's (1968) previous paper, breeding females could be discerned at about 17 or 18 g BW.

*Table 7*

**Prevalence of pregnancy by seasons in Suncus murinus**

| | Percentage composition of seasonal sample | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Jan.–Mar. | Apr.–June | Jul.–Sep. | Oct.–Dec. | Sample size | % Pregnant |
| Rangoon | | | | | | |
| percent pregnant | 60 | 63 | 57 | 54 | 679 | 59 |
| Calcutaa | | | | | | |
| percent pregnant | 46 | 52 | 47 | 33 | 92 | 48 |
| Guam | | | | | | |
| percent pregnant | 38 | 54 | 50 | 38 | 144 | 44 |
| Malaya | | | | | | |
| percent pregnant | 25 | 19 | 22 | 42 | 290 | 24 |
| Nagpur | | | | | | |
| percent pregnant | 65 | 75 | 52 | 25 | 75 | 52 |

We found pregnant females at a minimum of 20 g BW in Rangoon, but the 50% point for pregnancy was determined to be 32 g BW and 108 mm HBL. BARBEHENN (1962) gives the lower limit of fertility in female shrews from Guam as 95 mm HBL or 19 g BW.

The seasonal changes in the prevalence of pregnancy observed in *Suncus murinus* females in Rangoon could be due to several factors. The pattern of pregnancy followed closely that observed in *Suncus* in Calcutta and Guam (LOUCH et al. 1966; BARBEHENN 1962). Our data supports the hypothesis of BARBEHENN (1962) that seasonal changes in reproduction are possibly associated with changes in rain-fall and that the peak of reproductive activity occurs after about three months of dry weather and declines after about three months of rainy weather. In Rangoon the peak of pregnancies occurred during and at the end of the dry season months of January through May and then declined as the rainy season set in. Our data indicated that more pregnant females were captured inside structures during the monsoon months (Table 6), and would support the contention that the monsoon rains exerted an effect upon the breeding females, possibly forcing many to abandon outdoor nesting habitat in favour of indoor nests.

Another factor of importance mentioned by BARBEHENN (1962) was the seasonal changes observed within the population structure of breeding size females. In his samples from Guam, the larger females predominated in spring and summer and younger animals increased in proportion in the fall and were a majority in the winter sample. This high proportion of larger females correlated with the peak breeding effort. Our data from *Suncus* in Rangoon did not show this pattern in prevalence of pregnancy. We thus consider that the minor fluctuations in population structure we observed had little influence upon the prevalence of pregnancy. The possible effect of male fertility, as previously noted, may account for the sharp decline in pregnancies in December.

The level of breeding activity observed in *Suncus* populations in Rangoon is the highest yet reported for this species (Table 7). If the prevalence of pregnancy figures, as given in Table 4, are corrected to account for 26.7% of undetected pregnancies that could be assumed in the adult females classified as reproductively inactive, the estimated monthly figures for total breeding activity would range from 61.2% in December to 85.4% in September and the annual value would be 77.1%. This represents a remarkable reproductive effort, especially since it is maintained at such high levels virtually throughout the year. When BARBEHENN's (1962) data are adjusted by dropping the smallest females (80 to 94 mm HBL) in which no visible pregnancies were seen, the data from Guam approach but do not exceed those we report.

This high prevalence of pregnancy in commensal small mammals has been seen in *Bandicota bengalensis, Rattus exulans* and *R. rattus* from Rangoon (WALTON et al. 1978; WALTON et al. 1979; BROOKS et al. 1978). All urban commensal small mammals in Rangoon have populations at, or near, saturation densities and none have shown any significant fluctuations during the past three year's observations. Since the proportion of *Suncus* captured during this period has remained relatively constant, the question may be asked, how has *Suncus*, with its much smaller litter size, managed to hold its own in competition in relation to the rat species? The answer may lie partly in the fact that it shows the highest prevalence of visible pregnancy (58.9%) of any of the species studied, females are capable of breeding at 30 to 36 days of age (DRYDEN 1969), post partum breeding is common (about one-quarter of all pregnant females were lactating), and consequently, the average time between successive litters was 37 days.

When the annual production of young per female is calculated using the method of EMLEN and DAVIS (1948), the number of litters per year for *Suncus* average 9.8 and the number of young produced equals 24.2. While this value is not as great as that of any of the rat species (*B. bengalensis*, 39.8 young per year; *R. rattus*, 37.9; and *R. exulans*, 35.6) in Rangoon, nevertheless it is enough for *Suncus* to maintain its place in the urban fauna. Other factors undoubtedly must influence population levels of shrews in a manner or degree different than

they do in the rodent species. *Suncus* may avoid direct competition with the rodents because it occupies a quite different ecological niche due to being a scavenging insectivore and a ground-surface dwelling animal. Other factors could contribute to a greater longevity; such things as breeding peaks at seasons other than when the rodent species are most active or differential survival of young during the immediate post-natal period due to a longer lactation and different behaviour when leaving the nest (e. g. „caravanning"). The combination of reproductive factors as reported here certainly contributes to the success of this insectivore in urban environments in the tropics. In Rangoon this species is second only to *B. bengalensis* in relative abundance and general distribution throughout the city.

## Acknowledgements

The authors express their appreciation to the Department of Health, Ministry of Health of Burma and to the Township Medical Officers in Rangoon. Our thanks to Dr. N. G. Gratz, Chief, Ecology and Control of Vectors, Division of Vector Biology and Control, World Health Organization, Geneva, who critically reviewed the manuscript and to Dr. W. Müller for editorial help and for supplying the German translation of the summary.

## Zusammenfassung

*Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von Suncus murinus L. in Rangun, Burma*

Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Suncus murinus*, einer asiatischen Hausspitzmaus, ihre synanthropische Lebensweise als auch ihre Stellung in Beziehung zu verschiedenen anderen Muriden in Rangun, Birma, werden dargelegt. Männchen erreichten signifikant größere Länge und größeres Gewicht verglichen mit den Weibchen. Das maximale Gewicht für Männchen war 110 g, für nicht tragende Weibchen 80 g. Das Verhältnis der gefangenen Männchen im Vergleich mit den Weibchen war 1:0,7.

Alle Männchen waren fortpflanzungsfähig mit einem Körpergewicht von 52 g und einer Gesamtkörperlänge (ohne Schwanz) von 124 mm. Weibchen waren schon fortpflanzungsfähig, beurteilt nach sichtbaren Corpora lutea, sichtbarer Trächtigkeit oder Laktation, mit einem Körpergewicht von 20 g und 98 mm Gesamtkörperlänge. Eine 50% Häufigkeit für Trächtigkeit und/oder Laktation wurde berechnet für Körpergewicht mit 32 g und Gesamtkörperlänge mit 108 mm.

59% aller ausgewachsenen Weibchen waren sichtbar tragend, 10% laktierend; das ergibt eine Fortpflanzungsaktivität von 69%. 26% der tragenden Weibchen war auch laktierend, ein Hinweis, daß sie kurz nach der Geburt wieder tragend wurden. Die durchschnittliche Größe der Würfe betrug 2,99 ± 1,21 (S. A.). In den frühen Stadien der Trächtigkeit wurde eine durchschnittliche Wurfgröße von 3,34, in den späteren Stadien von 2,47 berechnet. Das läßt auf eine intrauterine Sterblichkeit von 0,87 Embryonen pro Wurf schließen. Die Wurfgröße 2,47 wurde benutzt um die Zahl der Jungen pro reproduzierendes Weibchen im Jahr zu berechnen, sie betrug 24,2.

Trächtigkeit wurde am häufigsten in den kühlen, trockenen Monaten, Januar bis März, und den heißen Übergangsmonaten zum Monsun, April bis Juni, beobachtet. Offensichtlich verursachen die Monsunregen die Reduzierung der Trächtigkeitsrate, und nur während der Monsunmonate wurden mehr tragende Weibchen in den Häusern als außerhalb gefangen.

Die asiatische Hausspitzmaus, *Suncus murinus*, erhält ihre Population im Vergleich mit den städtischen synanthropischen Ratten, obwohl sie eine längere Tragezeit und kleinere Würfe hat. Sie kann dies, da sie häufiger tragend wird, früher tragend wird und eine hohe Konzeptionsrate kurz nach der Geburt hat, und somit den Abstand zwischen Trächtigkeiten verringert.

## References

Barbehenn, K. R. (1962): The house shrew on Guam. In: Pacific Island Rat Ecology. Ed. by T. I. Storer. Bishop Mus. **225**, 247–256.

— (1974): Recent invasions of Micronesia by small mammals. Micronesica **10**, 41–50.

Boshell-M, J.; Rajagopalan, P. K.; Goverdhan, M. K.; Pavri, K. M. (1968): The isolation of Kyasanur Forest Disease virus from small mammals of the Sagar-Sorab Forests, Mysore State, India: 1961–1964. Indian J. Med. Res. **56**, 569–572.

Brooks, J. E.; U Hla Naing; Walton, D. W.; Daw San Myint; U Maung Maung Tun; U Thaung; Daw Ohn Kyi (1977): Plague in small mammals and humans in Rangoon, Burma. Southeast Asian J. Trop. Med. Publ. Hlth. **8**, 335–344.

Brooks, J. E.; Walton, D. W.; U Hla Naing; U Maung Maung Tun; Pe Than Htun (1978): Some observations on reproduction in *Rattus rattus* (L.) in Rangoon, Burma. Z. Säugetierkunde **43**, 203–210.

Cavanaugh, D. C.; Dangerfield, H. G.; Hunter, D. H.; Joy, R. J. T.; Marshall, Jr., J. D.; Quy, D. V.; Vivona, S.; Winter, P. E. (1968): Some observations of the current plague outbreak in the Republic of Vietnam. Am. J. Publ. Hlth. **58**, 742–752.

Deshpande, K. S. (1959): Morphology of the male reproductive system in the shrew, *Suncus murinus* Linn. (Insectivore, Soricidae). Bull. Zool. Soc. Coll. Sci. (Nagpur) **2**, 1–9.

Deshpande, K. S. (1960): Breeding season in the common Indian musk-shrew, *Suncus murinus* Linn. in Nagpur. Bull. Zool. Soc. Coll. Sci. Nagpur, India, **3**,73–77.

DeVos, A.; Manville, R. H.; Van Gelder, R. G. (1956): Introduced Mammals and their influence on native biota. Zoologica **41**, 163–194.

Dryden, G. L. (1968): Growth and development of *Suncus murinus* in captivity in Guam. J. Mammalogy **49**, 51–61.

Dryden, G. L. (1969): Reproduction in *Suncus murinus*. J. Reprod. Fert., Suppl. **6**, 377–396.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. S. C. (1966): Checklist of Palaeartic and Indian Mammals, 1758–1946. London: British Museum (Natural History).

Emlen, J. T. Jr.; Davis, D. E. (1948): Determination of reproductive rates in rat populations by examination of carcasses. Physio. Zool. **21**, 59–65.

Harrison, J. L. (1955): Data on the reproduction of some Malayan mammals. Proc. Zool. Soc. London **125**, 445–460.

Harrison, J. L. (1974): An Introduction to Mammals of Singapore and Malaya. 2nd Ed. Singapore: Malayan Nature Society.

Hasler, M. J.; Falvo, R. E.; Nalbandov, A. V. (1975): Testicular development and testosterone concentrations in the testis and plasma of young male shrews (*Suncus murinus*). Gen. Comp. Endocrin. **25**, 36–41.

Hasler, M. J.; Hasler, J. F.; Nalbandov, A. V. (1977): Comparative breeding biology of musk shrews (*Suncus murinus*) from Guam and Madagascar. J. Mammalogy **58**, 285–290.

Kundin, W. D.; Carlos, E. R.; Tsai, C. C.; Kueczynski, G. A. (1970): *Suncus* as a potential reservoir of leptospirosis: the blaming of the shrew. Southeast Asian J. Trop. Med. Publ. Hlth. **1**, 270–274.

Louch, C. D.; Ghosh, A. K.; Pal, B. C. (1966): Seasonal changes in weight and reproductive activity of *Suncus murinus* in West Bengal, India. J. Mammalogy **47**, 73–78.

Marshall, J. D.; Quy, D. V.; Gibson, F. L.; Dung, T. C.; Cavanaugh, D. C. (1967): Ecology of Plague in Vietnam. I. Role of *Suncus murinus*. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. **124**, 1083–1086.

McNeill, D.; Jenkin, H.; Armstrong, D.; Chang, Y. S.; Liem, J. C.; Meyer, K. F. (1968): A serological survey of rodent plague in Taiwan and offshore islands. W. H. O. Bull. **38**, 793–798.

Peenen, P. F. D. Van; Light, R. H.; Sulianti Saroso, J. (1971): Leptospirosis in wild mammals of Indonesia – Recent Surveys. Southeast Asian J. Trop. Med. Publ. Hlth. **2**, 496–502.

Smith, G. C. E.; Turner, L. H.; Harrison, J. L.; Broom, J. C. (1961): Animal leptospirosis in Malaya. I. Methods, Zoogeographical background, and broad analysis of results; II. Localities sampled; III. Incidence in rats by sex, weight and age. W. H. O. Bull. **24**, 5–21, 23–34, 807–816.

Walton, D. W.; Tun, M. M. (1978): Fleas of small mammals from Rangoon, Burma. Southeast Asian J. Trop. Med. Publ. Hlth. **9**, 369–377.

Walton, D. W.; Brooks, J. E.; Tun, M. M.; Naing H. (1978): Observations on reproductive activity among female *Bandicota bengalensis* in Rangoon. Acta Theriol. **23**, 489–501.

Walton, D. W.; Brooks, J. E.; Thinn, K. K.; Tun, M. M. (1979): Reproduction in *Rattus exulans* in Rangoon, Burma. Mammalia. (in press).

*Authors' address*: Joe E. Brooks, Rodent Control Demonstration Unit, World Health Organization, P. O. Box 14, Rangoon, Burma

# Schlaf-Lethargie bei dem afrikanischen Langzungenflughund Megaloglossus woermanni Pagenstecher, 1885[1]

Von E. Kulzer und R. Storf

*Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiologie, Abteilung Physiologische Ökologie der Universität Tübingen*

*Eingang des Ms. 14. 3. 1979*

## Abstract

*Sleep-lethargy in the African long-tongued fruit bat Megaloglossus woermanni Pagenstecher, 1885*

The thermoregulatory response in one of the smallest species of Megachiroptera, the long-tongued fruit bat *Megaloglossus woermanni* was studied.

At ambient temperatures ($T_a$) 20–35 °C, body temperatures ($T_b$) and the rate of oxygen consumption in two adult female fruit bats (body mass 9–14 g) from Makokou (Gabon) were measured. In relation to $T_a$ these fruit bats show two patterns of temperature control: they either regulate both functions on a relatively high level ($T_b$ above 34 °C; metabolic rate at $T_a$ 31 °C = 1.6 $mlO_2(g \cdot h)^{-1}$; oxygen consumption increased twice at $T_a$ 25 °C) – or lower their body temperatures and enter a lethargic sleep (lowest $T_b$ 26,2° at $T_a$ 23 °C; metabolic rate reduced to $1/2$ the lowest value at $T_a$ 31 °C). During arousal (spontaneously or induced) metabolic rate increased to the fourfold of the lowest value at $T_a$ 31 °C and $T_b$ increased to a level above 34 °C. The facultative lethargy saves about $3/4$ of the energy demand of a normothermic state at $T_a$ 20–27 °C. A correlation between the lethargy, the small body size and the highly specialized nutrition (nectar feeder) is assumed. The hypothesis of a rigid homeothermy in the fruit bats is true only in the relatively large Megachiroptera.

## Einleitung

Der größte Teil der Untersuchungen über die Temperaturregulation der Chiropteren beschränkt sich auf die Unterordnung Microchiroptera (Zusammenfassungen bei Henshaw 1970; Lyman 1970). Trotzdem ist es auch hier noch nicht gelungen, eine eindeutige Gruppierung nach den thermoregulatorischen Eigenheiten der Fledermäuse durchzuführen. Als viel einheitlicher in dieser Hinsicht erwies sich bisher die Unterordnung der Megachiroptera: Ihre großen und mittelgroßen Formen zeigten stets ausgeprägte homoiotherme Reaktionsweisen (Bartholomew et al. 1964, 1970; Kulzer 1963a, b, 1965, 1979; Morrison 1959; Noll 1979). Alle entsprechenden Versuche an den kleineren Vertretern der Flughunde scheiterten bislang an der Unmöglichkeit, sie auch nur für kurze Zeit unter Laborbedingungen zu halten. Erstmals konnten Batholomew et al. (1970) während einer einwöchigen Versuchszeit in Neu Guinea bei den zwei Arten *Nyctimene albiventer* und *Paranyctimene raptor* (Gewicht 20–30 g) auch ein heterothermes Verhalten feststellen. Eine ähnliche Reaktion wird auch bei Flughunden der Gattungen *Macroglossus* und *Syconycteris* erwartet. Die Untersuchung des afrikanischen „Kleinstflughundes" *Megaloglossus woermanni* war danach von ganz besonderem Interesse. Mit einem Gewicht von nur 9–14 g entspricht er in der Größe der europäischen Zwergfledermaus. Es ist uns gelungen, zwei dieser winzigen Flughunde 14 Tage in gutem Zustand im Labor zu halten und dabei eine Reihe von Temperatur-

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4501-0023 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 23–29
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7



*Abb. 1. Megaloglossus woermanni* (afrikanischer Langzungenflughund)

und Stoffwechselmessungen durchzuführen. Sie sollen Anhaltspunkte für weitere physiologische Untersuchungen sein.

## Material und Methoden

Fünf Langzungenflughunde (*Megaloglossus woermanni*) wurden im September 1978 in dem Regenwaldgebiet von Makokou (Gabun) mit Netzen gefangen. Zwei ♀♀ konnten lebend nach Tübingen gebracht werden. Es gelang, die Tiere in einem Käfig (60 × 50 × 50 cm) in guter Kondition zu halten. Zu Beginn der Versuche betrug ihr Körpergewicht 11,4 und 13,4 g. Als Futter erhielten sie Honig- oder Zuckerwasser (entweder mit einer Pipette oder aus einer Vogeltrinkröhre). Fein geschabter Bananenbrei wurde ebenfalls gerne aufgeleckt, das Fasermaterial aber stets wieder ausgespuckt. Die Raumtemperatur betrug 28 ± 2°C, die relative Feuchte 70–90% (LD 12:12).

Die Körpertemperatur wurde mit Thermistoren (Ahlborn 4448, Genauigkeit 0,1°C, geeicht gegen Standardthermometer) gemessen. Der Meßfühler wurde dazu in der Nackenfurche zwischen den Schulterblättern (Herznähe) leicht auf die Haut gedrückt. Um die Tiere zu schonen, wurde auf Messungen im Streßbereich ganz verzichtet. Die überwiegende Zahl der Messungen erfolgte bei 28°C. Die Flughunde wurden täglich gewogen.

Die Messung des $O_2$-Verbrauches erfolgte nur tagsüber (Ruhephase) in einem offenen System (Beckman Oxygen Analyzer G 2, Meßbereich 19–21%). Dazu wurde die Atmungsluft mit einer Membranpumpe durch das Tiergefäß (Plexiglas, 15 × 5,5 × 7 cm) mit konstantem Durchfluß (15 l/h) gesaugt. Der Luftstrom wurde mit einem Rotameter gemessen. Das Versuchstier konnte sich an ein horizontal angebrachtes Drahtgitter hängen (normale Schlafposition). Der $O_2$-Verbrauch wurde jeweils als Mittelwert über einen Zeitraum von 1–4 Stunden in jedem Temperaturbereich errechnet. Auf Messungen in der Anfangsphase (30 min) wurde verzichtet. Danach waren die Flughunde in der Regel ruhig oder schliefen. Alle ermittelten Gasvolumina entsprechen den Standardbedingungen (STPD). Das Tiergefäß stand während des Versuches in einem Thermostaten; der Wasserdampfgehalt der Atmungsluft betrug 40–60%. Durch eine Scheibe konnte das Tier jederzeit beobachtet werden.

## Ergebnisse

*Körpertemperaturen:* Die zu unterschiedlichen Tageszeiten und bei Umgebungstemperaturen zwischen 20–35 °C gemessenen Körpertemperaturen verteilen sich auf zwei Bereiche: Die Mehrzahl der Werte liegt oberhalb von 34 °C. Aus 12 Messungen zwischen 17–21 Uhr ergibt sich ein Mittel von 36,2 °C und aus 10 Messungen zwischen 6.30–9.30 Uhr ein Mittel von 35,8 °C. Die Extremwerte betragen 34,2 und 38,5 °C. Bei 11 weiteren Messungen liegen

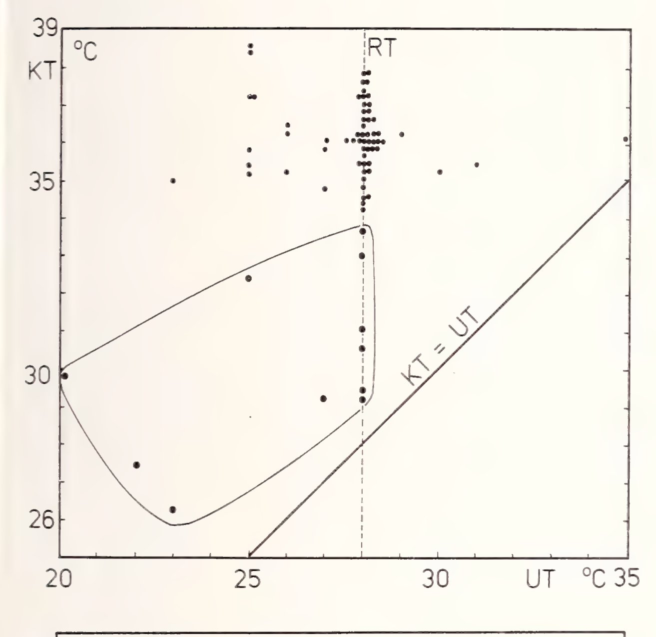



*Abb. 2.* Die Beziehung der Körpertemperatur (KT) zur Umgebungstemperatur (UT). Die Werte geben Einzelmessungen zu verschiedenen Tageszeiten wieder (Abstand zwischen zwei Messungen mindestens 90 Minuten). Die meisten Messungen erfolgten im Haltungskäfig bei Raumtemperatur (RT) 28 °C. Alle Punkte unter 34 °C werden als Lethargiewerte betrachtet

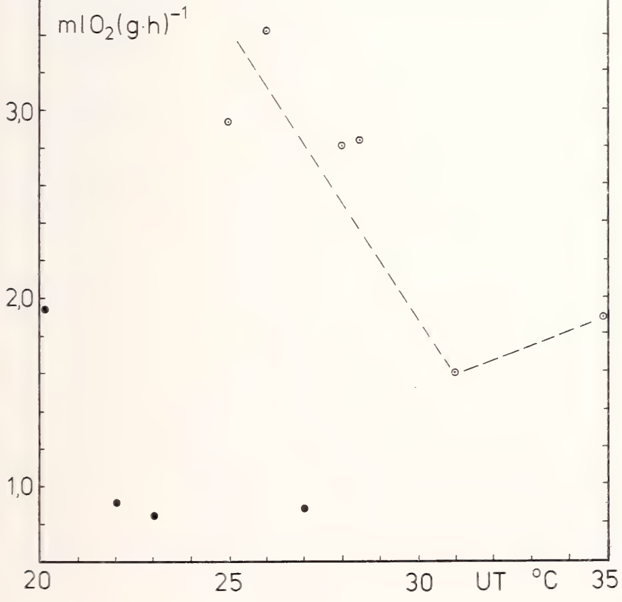



*Abb. 3.* Die Beziehung $O_2$-Verbrauch (ml$O_2$ (g · h)$^{-1}$) zur Umgebungstemperatur. Nur Aufzeichnungen bei völliger körperlicher Ruhe wurden verwendet. Offene Kreise: 6 Versuche im normothermen Zustand; die gestrichelte Linie entspricht annähernd dem Stoffwechselanstieg. Geschlossene Kreise: 3 Versuche mit Lethargie-Stoffwechsel

**$O_2$-Verbrauch im Lethargiezustand und im normothermen Zustand**

| Umgebungs-temperatur °C | Versuchsdauer Std. | Mittelwert des $O_2$-Verbrauches ml $O_2$ $(g \cdot h)^{-1}$ | |
|---|---|---|---|
| 22,5 | 2 | 0,91 | (lethargisch) |
| 23,5 | 1 | 0,83 | (lethargisch) |
| 27,0 | 1 | 0,88 | (lethargisch) |
| 26,0 | 2,5 | 3,42 | (normotherm) |
| 25,0 | 2 | 2,94 | (normotherm) |
| 28,0 | 2,5 | 2,88 | (normotherm) |

alle Werte unter 34 °C. In all diesen Fällen sind die Bewegungen der Flughunde verlangsamt (z. B. Putzverhalten). Bei 23 °C Umgebungstemperatur kann die Körpertemperatur bis 26,2 °C absinken. Die Differenz gegenüber der Ausgangstemperatur beträgt damit etwa 10 °C. Es besteht kein Zweifel, daß die kleinen Flughunde über die Fähigkeit zur fakultativen Schlaf-Lethargie verfügen. Die Messung der Körpertemperatur mit dem Fühler (= mechanischer Reiz) ist stets ein Signal zur Wiedererwärmung; die Wärmeproduktion wird dazu erheblich gesteigert. Die Körpertemperatur steigt mit einer Geschwindigkeit von 0,4 °C/min.

*Sauerstoff-Verbrauch:* Der niedrigste $O_2$-Verbrauch beträgt bei den normothermen Flughunden 1,6 ml $(g \cdot h)^{-1}$ (Umgebungstemperatur 31 °C). Dies sind 81% des gewichtsspezifischen Erwartungswertes (ml $O_2$ $(g \cdot h)^{-1} = 3{,}8\ W^{-0{,}27}$ nach Morrison et al. 1959). Alle Messungen unter 31 °C zeigen die inverse Beziehung zur Umgebungstemperatur (Verdopplung des niedrigsten Wertes bei 25 °C). Auch unter Hitzebedingungen (35 °C) steigt der $O_2$-Verbrauch an; so daß die thermische Neutralzone in dem Bereich um 31 °C liegen dürfte. Während der Hitzebelastung halten die Flughunde ihre Flügel gespreizt und exponieren da-

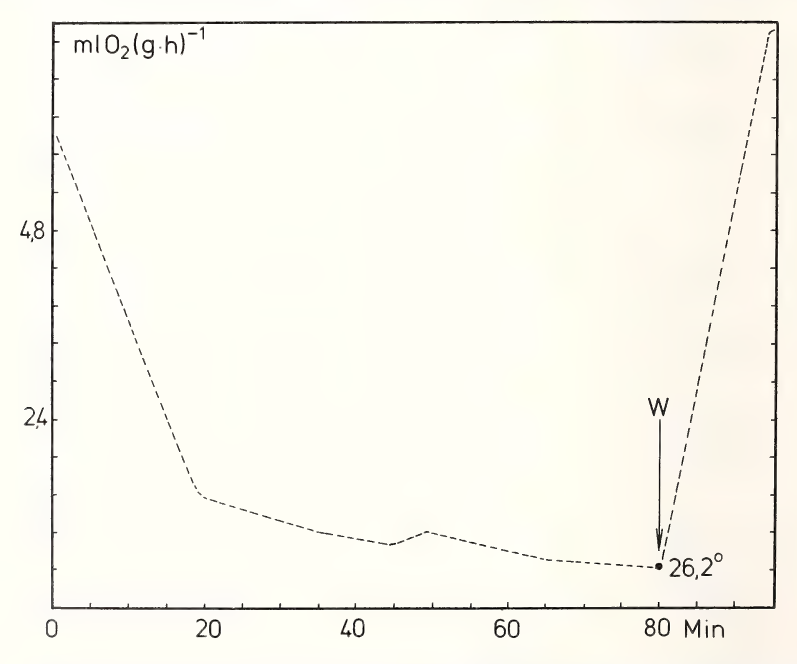



*Abb. 4.* Beispiel für die Stoffwechselreduktion beim Übergang in die Schlaf-Lethargie (UT 23,5°C). Bei W wurde das Tier durch einen Tastreiz geweckt; der Anstieg des Stoffwechsels während der Wiedererwärmung wurde aufgezeichnet. (Nach Originalkurve)

durch ihren Körper der umgebenden Luft. Bei niedrigen Umgebungstemperaturen (bis 20 °C) werden die Flügel eng an den Körper angelegt und auch der Kopf darunter verborgen.

In 3 Versuchen konnte der Stoffwechselrückgang, das stark erniedrigte Niveau während der Lethargie und anschließend der Wiederanstieg beim Erwachen aufgezeichnet werden. Das Erwachen erfolgte entweder spontan oder nach einem Weckreiz. In der Tabelle sind die tiefsten Mittelwerte des Stoffwechsels (3 Versuche) den normalen Ruhestoffwechselwerten von normothermen Flughunden gegenübergestellt. Danach beträgt der $O_2$-Verbrauch während der Schlaf-Lethargie nur $^1/_3$–$^1/_4$ des Ruhestoffwechsels (in annähernd gleichen Bereichen der Umgebungstemperatur).

Beim Übergang in die Schlaf-Lethargie kann die Stoffwechselsenkung schon innerhalb einer Stunde erfolgen, entweder in einem Zug oder erst nach wiederholten gegenläufigen Stoffwechselsteigerungen. Während des Erwachens steigt der $O_2$-Verbrauch nahezu auf das 4fache des niedrigsten Ruhewertes eines normothermen Flughundes (bei 31 °C). Auch die Stoffwechselversuche zeigen ein doppeltes thermoregulatorisches Muster und die Fähigkeit zur fakultativen Lethargie.

## Diskussion

Die Megachiropteren gelten – von zwei Ausnahmen abgesehen – als die Homoiothermen unter den Chiropteren mit hochentwickelten Einrichtungen für die Temperaturregulation. Neben einem ausgeprägten thermoregulatorischen Verhalten verfügen sie über alle physiologischen Mechanismen der Thermogenese, der Kontrolle des peripheren Kreislaufs sowie der Verdunstungskühlung. Die beiden Ausnahmen sind die in den Regenwäldern Neu Guineas verbreiteten kleinen Arten *Nyctimene albiventer* und *Paranyctimene raptor* mit weniger als 30 g Gewicht (Bartholomew et al. 1970). Beide reagieren auf eine Umgebungstemperatur von 25 °C mit einer Senkung der Körpertemperatur und werden dann lethargisch. Sie sind in der Lage daraus wieder zu erwachen und ihren normothermen Zustand durch erhöhte Thermogenese wieder herzustellen. Bartholomew et al. (1970) bringen die heterothermen Eigenschaften in Beziehung zu der geringen Körpergröße dieser Flughunde. Unter diesem Aspekt ist die Unterfamilie der Langzungenflughunde (Macroglossinae) von besonderem Interesse: Zu ihr gehören die „Zwerge" unter den Megachiropteren (und auch die Nektarsauger) mit einem Gewicht von weniger als 14 g; 5 ihrer Gattungen leben in den orientalischen und australischen Tropen und nur eine in den afrikanischen Regenwäldern von Liberia bis zum Kongo (Brosset 1966a, b; Rosevear 1965).

Die Untersuchungen an dem afrikanischen Langzungenflughund zeigten, daß neben dem normothermen Zustand noch eine zweite Art der Temperaturregulation vorliegt, die unter bestimmten Bedingungen in eine Schlaf-Lethargie mit erniedrigter Körpertemperatur führt. Der $O_2$-Verbrauch sinkt dabei bis auf die Hälfte des niedrigsten Wertes, der im normothermen Zustand bei 31 °C gemessen wurde, ab. Berücksichtigt man die Steigerung des $O_2$-Verbrauches eines normothermen Tieres bei 25–26 °C, so beträgt der Lethargiestoffwechsel nur $^1/_3$–$^1/_4$. Die kleinen Flughunde verfügen aber auch – wie viele der Microchiropteren – über die Mechanismen zur Steigerung der Thermogenese. Sie bringen dadurch ihren Stoffwechsel und ihre Körpertemperatur schon in relativ kurzer Zeit wieder in den normothermen Bereich. Auch wenn die tatsächliche ökologische Bedeutung der Schlaf-Lethargie aus den Laborversuchen nicht ermittelt werden kann, so liegt doch eine Sparmaßnahme im Energiehaushalt vor, die im Falle einer Energiekrise eingesetzt werden kann. Eine parallele Entwicklung zu den nektarsaugenden Kolibris ist hier denkbar, mit dem Unterschied, daß bei den Flughunden die Lethargie tagsüber erfolgt. Die energetisch kostspielige Normothermie (mit ständig hoher Körpertemperatur) würde dadurch vorübergehend aufgehoben.

Die Tatsache, daß auch die kleinsten afrikanischen Flughunde die Fähigkeit zur Schlaf-Lethargie besitzen, weist auch hier auf die Beziehung zwischen der geringen Körpergröße und der Heterothermie hin. Vielleicht ist es ein Ausweg aus dem Dilemma der geringen Kör-

pergröße und der Unmöglichkeit der Nahrungsspeicherung (McNab 1969). Die besondere Ernährungsweise von *Megaloglossus* (Eisentraut 1944, 1956, 1963) macht eine Energiespeicherung in Form von Körperfett nur in geringem Umfang möglich, so daß mit der fakultativen Schlaf-Lethargie ein Weg gefunden wurde, der das Überleben in kritischen Ernährungssituationen wenigstens für einige Tage ermöglicht.

## Danksagung

Für den Fang der wertvollen Tiere und den mühsamen Transport danken wir Herrn Prof. Dr. W. Harder, Institut für Biologie III der Universität Tübingen. Für unersetzliche Hilfe danken wir den Mitarbeitern im Laboratoire Intertropicale du C.N.R.S., Makokou, Rep. Gabonaise.

## Zusammenfassung

Untersucht wurden die thermoregulatorischen Fähigkeiten bei einer der kleinsten Arten der Megachiroptera, dem afrikanischen Langzungenflughund *Megaloglossus woermanni.*

Dazu wurden an zwei adulten ♀♀ (Gewicht 9–14 g) aus Makokou (Gabun) 14 Tage lang Körpertemperaturen (Thermistor) und Stoffwechselraten (Beckman Oxygen Analyzer G 2) in Beziehung zur Umgebungstemperatur gemessen. Die kleinen Flughunde zeigten zwei Muster der Temperaturkontrolle: Sie regulierten entweder beide Funktionen auf einem hohen Niveau (Körpertemperatur über 34 °C; niedrigster $O_2$-Verbrauch bei 31 °C Umgebungstemperatur = 1,6 ml$O_2$ $(g \cdot h)^{-1}$ und Verdoppelung des $O_2$-Verbrauches bei 25 °C Umgebungstemperatur) – oder reagierten mit einer Absenkung und Übergang in einen lethargischen Schlaf (minimale Körpertemperatur 26,2 °C bei 23 °C Umgebungstemperatur; $O_2$-Verbrauch während der Lethargie etwa $^1/_2$ des niedrigsten Verbrauches bei 31 °C). Während des Wiedererwachens (spontan oder nach Weckreiz) steigt der Stoffwechsel auf den vierfachen Wert des minimalen $O_2$-Verbrauches bei 31 °C an und die Körpertemperatur erreicht wieder den Normalwert. Die Schlaf-Lethargie von *Megaloglossus* steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der geringen Körpergröße und der spezialisierten Ernährungsweise (Nektarsauger).

## Literatur

Ayensu, S. E. (1974): Plant and Bat Interactions in West Africa. Ann. Missouri Bot. Gard. **61**, 702–727.

Bartholomew, G. A.; Leitner, P.; Nelson, J. E. (1964): Body temperature, oxygen consumption, and heart rate in three species of Australian flying foxes. Physiol. Zool. **37**, 179–198.

Bartholomew, G. A.; Dawson, W. R.; Lasiewski, R. C. (1970): Thermoregulation and Heterothermy in Some of the Smaller Flying Foxes (Megachiroptera) of New Guinea. Z. vergl. Physiol. **70**, 196–209.

Brosset, A. (1966a): Les Chiroptères du Haut – Ivindo (Gabon). Biologia Gabonica **2**, 47–86.

— (1966b): La Biologie des Chiroptères. Paris: Masson.

Coe, M. (1975): Mammalian Ecological studies on Mount Nimba, Liberia. Mammalia **39**, 523–588.

Eisentraut, M. (1944): Biologie der Flederhunde (Megachiroptera). Biol. generalis (Wien) **18**, 327–435.

— (1956): Der Langzungenflughund, *Megaloglossus woermanni*, ein Blütenbesucher. Z. Morph. Ökol. Tiere **45**, 107–112.

— (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

Henshaw, R. E. (1970): Thermoregulation in Bats. In: About Bats – A Chiropteran Biology Symposium. Ed. by Slaughter, B. H., Walton, D. W. Dallas: Southern Methodist University Press.

Kulzer, E. (1963a): Temperaturregulation bei Flughunden der Gattung *Roussettus* Gray. Z. vergl. Physiol. **46**, 595–618.

— (1963b): Die Regelung der Körpertemperatur beim Indischen Riesenflughund. Natur u. Museum **93**, 1–11.

— (1965): Temperaturregulation bei Fledermäusen (Chiroptera) aus verschiedenen Klimazonen. Z. vergl. Physiol. **50**, 1–34.

— (1979): Physiological Ecology and Geographical Range in the Fruit-Eating Cave Bat Genus *Rousettus* Gray, 1821 – A. Review. Bonner Zool. Beitr. (im Druck).

Lyman, C. P. (1970): Thermoregulation and Metabolism in Bats. In: Biology of Bats. I. Ed. by Wimsatt, W. A. New York–London: Academic Press.

McNab, B. K. (1969): The economics of temperature regulation in neotropical bats. Comp. Biochem. Physiol. **31**, 227–268.

Morrison, P. (1959): Body temperature in some Australian Mammals. I. Chiroptera. Biol. Bull. **116**, 484–497.

MORRISON, P.; RYSER, F. A.; DAWE, A. R. (1959): Studies on the physiology of the masked shrew, *Sorex cinereus.* Physiol. Zool. **32**, 256–271.
NOLL, U. G. (1979): Body temperature, oxygen consumption, noradrenaline response and cardiovascular adaptions in the flying fox *Rousettus aegypiacus*. Comp. Bioche Physiol. *63 A*, 79–88.
— (1979b): Postnatal growth and development of thermogenesis in *Rousettus aegyptiacus*. Comp. Biochem. Physiol. *63 A*. 89–93.
ROSEVEAR, D. R. (1965): The Bats of West Africa. London: Nat. Hist. Mus.

*Anschrift der Verfasser:* Prof. Dr. ERWIN KULZER und RAINER STORF, Institut für Biologie III, Abteilung Physiologische Ökologie der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen

# Zur Kenntnis der Haftorgane von Eudiscopus denticulus (Osgood, 1932) (Mammalia, Microchiroptera, Vespertilionidae)

Von H. SCHLIEMANN und CHARLOTTE REHN

*Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg*

*Eingang des Ms. 10. 5. 1979*

## Abstract

*On the functional organization of the pads on thumb and foot of Eudiscopus denticulus (Osgood, 1932) (Mammalia, Microchiropthera, Vespertilionidae)*

Studied the anatomy of the pads on thumb and foot of *Eudiscopus denticulus* in order to find out whether these structures work as adhesive organs as was presumed by several authors.

This study is based on one of the two alcoholic specimens available. The outer form of the pads is described after stereomicroscopic examination. One pad of each the thumb and the sole have been embedded in celloidin, sectioned serially at 25 $\mu$m in a plane perpendicular to the metatarsal bones and stained mainly by Pasini's trichrome technique.

The surface of the disc-like pad of the sole is concave that of the thumb convex, the ventral epithelium of both being much thicker than that along the surrounding parts of the foot and the thumb respectively. The pads mainly consist of adipose tissue and connective tissue. Skin glands do not open to the ventral surfaces. In the pad of the sole a connective tissue layer underneath the ventral epithelium is connected with the metatarsal bones by strong bundles of collagenous fibers. It is evident that dorsal movement of the metatarsals results in a dorsally directed movement of the epithelium in the center of the pad, so causing the adhesion if in contact with a substratum.

This analysis verifies that the pad under the foot of *Eudiscopus* is an adhesive organ and that its functional mode is suctorial. There is no evidence that the pad of the thumb as well serves as an adhesive organ, it rather is of functional importance as a cushion of compression elasticity also seen in other microchiropterans.

## Einleitung

*Eudiscopus denticulus* ist der Fachwelt aufgrund von nur acht Exemplaren bekannt geworden.

Während der „William V. Kelley-Roosevelt's Asiatic Expedition" des Field Museums in Chicago von 1928–1929 wurden sechs dieser Microchiropteren bei Phong Saly im nördlichsten Laos gefangen. Diese Tiere liegen der Beschreibung von OSGOOD (1932) zugrunde; das Typus-Exemplar ist ein adultes Weibchen, das von RUSSEL W. HENDEE am 3. Mai 1929 gesammelt wurde. OSGOOD stellte die Tiere in eine eigene Gattung und beschrieb sie als *Disco-*

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4501-0029 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 29–39
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

*pus denticulus.* Da dieser Gattungsname jedoch präokkupiert war, schlug Conisbee (1953) auf Anregung von H. A. Wright den Gattungsnamen *Eudiscopus* vor.

1970 veröffentlichte Koopman, daß er zwei bislang nicht bestimmte Fledermäuse (Schädel und Felle), die am 7. Mai 1924 auf der „Faunthorpe-Vernay Expedition" in Burma gesammelt wurden, als *Eudiscopus denticulus* identifiziert habe. Diese Tiere stammen aus der Region einer Bergkette, Pegu Yoma, im zentralen Burma ohne nähere, verwertbare Information über den Fundort als die Angabe, daß er in 30 m Höhe über dem Meeresspiegel läge. Die Individuen aus Laos wurden dagegen in über 1300 m Höhe gefangen. Die beiden Fundorte liegen etwa 700 km auseinander.

Bei *Eudiscopus denticulus* handelt es sich um einen Vespertilioniden, der sofort aufgrund seiner charakteristisch geformten Polsterbildungen an der Planta pedis und ventral am Daumen erkannt werden kann. Während das Aussehen der Daumenpolster kaum Rückschlüsse auf ihre funktionelle Bedeutung erlaubt, weist die äußere Gestalt der Organe an der Hinterextremität jedoch recht eindeutig auf ihre Funktion hin, und dementsprechend wurden diese Organe ohne weitergehende Prüfung bisher stets als Haftorgane angesprochen. So geht Osgood bei seiner Erstbeschreibung auf diese Organe ein und schreibt: "The adhesive disk on the foot is even larger than in *Glischropus* and *Tylonycteris.* In alcoholic specimens it is subrectangular in shape, yellowish in color, and it measures about 4.7 by 3.3." Die wenigen Autoren (z. B. Koopman 1972; Walker 1964), die sich mit *Eudiscopus denticulus* beschäftigten, erwähnen die Organe zwar, machen jedoch keine weiteren Angaben über ihr Aussehen. Unseres Wissens sind diese Organe bislang nicht abgebildet und ebensowenig hinsichtlich ihres Baues untersucht worden. In Anbetracht der Einmaligkeit des Materials – es existieren nur zwei Alkoholexemplare – und der völligen Unkenntnis über die Lebensweise dieser Tiere, scheint uns eine solche Untersuchung wünschenswert zu sein. Ihre Ergebnisse werden hinsichtlich der Biologie von *Eudiscopus,* jedenfalls soweit es die Rastplätze angeht, Rückschlüsse erlauben, die – gestützt durch Befunde – aussagekräftiger sein werden als diesbezügliche Vermutungen der genannten Autoren. Diese Vermutungen gehen dahin, daß *Eudiscopus* sich an glatten Oberflächen, z. B. von Blättern, festheftet; Koopman führt hiermit im Zusammenhang *Tylonycteris* an, der das Innere von Bambusinternodien aufsucht und sich an der Innenwandung dieses Raumes festheftet. *Tylonycteris* vermag aufgrund des in dorsoventraler Richtung stark abgeflachten Schädels schmale Spalten auf seinem Weg in den Innenraum des Bambus zu benutzen (Medway und Marshall 1970; Schliemann und Hoeber 1978).

Interessanterweise teilt nun *Eudiscopus* mit *Tylonycteris,* und hierauf weist Koopman hin, nicht nur den Besitz von Haftorganen, sondern er ist ebenfalls durch einen Schädel ausgezeichnet, der in dorsoventraler Richtung eine ungewöhnlich geringe Ausdehnung besitzt (die Höhe des Hirnschädels beträgt bei beiden Formen weniger als 4 mm). Daher liegt es nahe, auch für *Eudiscopus* zu vermuten, daß er durch enge Spalten zu schlüpfen vermag.

Osgood betont, daß *Eudiscopus* außer mit *Tylonycteris* Ähnlichkeiten mit *Pipistrellus* und *Glischropus* aufweist, und Tate (1942) stellt *Eudiscopus* zu den Vespertilionini (Pipistrellini) (s. a. Koopman 1972). Der Grund dafür sind die Haftorgane von *Eudiscopus,* von denen gesagt wird, daß sie im generellen und mit Ausnahme von *Thyroptera* nur bei Vertretern dieser Tribus angetroffen werden. Da *Eudiscopus* jedoch drei mandibulare Prämolaren besitzt und ein langes Rostrum bewahrt hat, erscheint es angemessener, diese Form in die Nähe von *Myotis* zu rücken. Auch in diesem Fall liegt, ähnlich wie bei *Myzopoda* und *Thyroptera,* eine Kombination von recht ursprünglichen Merkmalen und erstaunlichen Spezialisationen vor. In diesem Sinne nimmt Tate auch an, daß *Eudiscopus* am Ende einer Entwicklung steht, die seit langer Zeit getrennt von denjenigen Formen verlief, die zu den Pipistrellini führten.

## Material und Methode

Zur Verfügung stand ein Alkoholexemplar von *Eudiscopus denticulus* (Osgood, 1932) (Field Museum of National History, Chicago, Nr. 32628, ♀). Daumen und Sohlenpolster der linken Körperseite wurden mit den benachbarten Extremitätenteilen abgetrennt und mikroskopisch-anatomisch anhand lückenloser Schnittserien untersucht (Entkalkung 5%ige $HNO_3$; Einbettung Celloidin; Schnittdicke 25 $\mu$m; Färbung überwiegend nach Pasini, ferner wurde die Azan-Färbung und die Orceinmethode nach Taenzer-Unna angewendet).

## Ergebnisse

### Die äußere Morphologie der Organe

Bei dem Organ der Vorderextremität handelt es sich um eine polsterförmige Schwellung von etwa birnenförmigem Umriß am Daumen und an der Handwurzel. Sie besitzt ihre größte Ausdehnung von etwas mehr als 3 mm in proximodistaler Richtung und mißt an ihrer breitesten Stelle knapp 2 mm. Diese breiteste Stelle liegt im proximalen Bereich des Organs, nach distal zu verschmälert es sich. Die Oberfläche ist sowohl in longitudinaler wie auch transversaler Richtung konvex gewölbt. Sie erscheint bei Lupenbetrachtung glatt, während das Integument in direkter Umgebung des Polsters in Falten geworfen ist, die radiär das Polster umstehen. Pigmentierungsunterschiede zwischen dem Epithel des Polsters und der Umgebung sind anhand des Alkoholmaterials nicht feststellbar. Das ganze Polster wirkt jedoch aufgrund seines durchscheinenden Fettgewebes dunkler als benachbarte Partien.

Im proximalen Bereich liegt das Polster dem Carpus auf, wird aber etwas weiter distal vom Metacarpus des Daumens und an seinem distalen Ende von der Grundphalanx gestützt. In der Tiefe des Polsters kommt auch den proximalen Enden der Metacarpalia II und III sowie einer dorsal von ihnen liegenden breiten Sehnenstruktur, die zu einem langen Extensor gehört, eine stützende Funktion zu. Der Metacarpus des Daumens

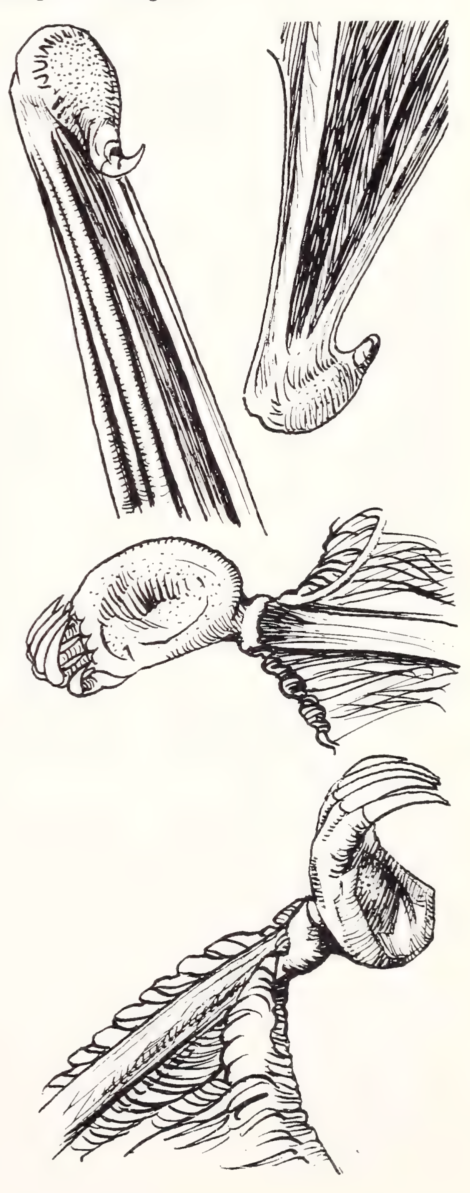


*Abb. 1.* Rechtes Daumenpolster von *Eudiscopus denticulus* in der Ansicht von ventral (links oben) und von medial (rechts oben) sowie das rechte Haftorgan an der Fußsohle in der Ansicht von ventro-lateral (Mitte) und medio-ventral (unten). Im Haftorgan sind die schüsselförmige ventrale Einsenkung sowie der zipfelförmig ausgezogene tibiale Rand deutlich erkennbar. Maße s. Text. (Zeichng.: W. Eigener)

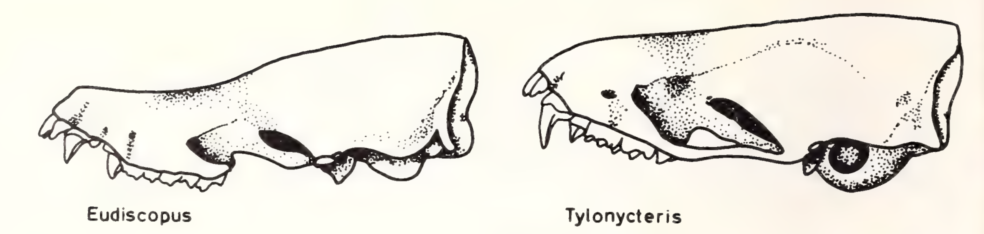



*Abb. 2.* Die Hirnschädelhöhe von *Eudiscopus* und *Tylonycteris* beträgt weniger als 4 mm. Auf Grund dieser Tatsache wird vermutet, daß auch *Eudiscopus* durch enge Spalten zu seinen Rastplätzen gelangt. (Beide Oberschädel – der von *Eudiscopus* nach Koopman 1972 – auf gleiche Länge gebracht)

verläuft parallel zur Oberfläche des Polsters, zu seiner radialen Seite verschoben. Die proximale Phalange des Daumens setzt diese Verlaufsrichtung des Metacarpus nicht fort, sondern erstreckt sich in distaler sowie zugleich ulnarer und dorsaler Richtung. Das Polster liegt nicht exakt dem ventralen Umfang des Daumens an. Es ist vielmehr so, daß nur ein Anteil des Polsters auf der Ventralseite des Daumens liegt; ein großer Teil befindet sich auf seiner radialen Seite und erstreckt sich proximal sogar auf die Dorsalseite der Basen der Metacarpalia II und III. Die Endphalange ist in einem etwa 45° betragenden Winkel zur Oberfläche des Polsters beweglich. Trotz der komplizierten Lageverhältnisse soll das Epithel des Polsters als seine ventrale Oberfläche bezeichnet werden. Der gesamte vergleichsweise kleine Daumen weist bei zusammengelegter Vorderextremität fast vollkommen nach caudal.

Das Organ an der Fußsohle erscheint in ventraler Ansicht von scheibenförmiger Gestalt bei nahezu rechteckigem Umriß. Es ist jedoch nicht wie das Saugorgan von *Thyroptera* gestielt, sondern breitflächig mit der Unterlage verbunden. Seine ventrale Oberfläche läßt eine schüsselförmige Vertiefung im Zentrum erkennen. Diese wird von einem breiten Rand umgeben, dessen Oberfläche leicht konvex gewölbt ist. Der Rand ist – in dieser Gestalt – nicht vollkommen geschlossen, sondern distal verschmälert, insgesamt hufeisenförmig gestaltet, so daß die konkave Vertiefung im Zentrum des Organs nur proximal und lateral von diesem breiten Rand begrenzt ist. Besonders auf der tibialen Seite ist die zentrale Vertiefung durch eine deutliche Furche vom Rand abgesetzt. Einige weitere, seichte Furchen verlaufen in der Vertiefung in fächerförmiger Anordnung von proximal nach distal.

Die seitlichen Begrenzungen des Organs divergieren leicht in distaler Richtung. Tibial überragt das Organ den Fußrand beträchtlich und ist zipfelförmig ausgezogen; auf der fibularen Seite schließt es mit dem Fußrand ab. Der freie Vorderrand liegt dem Fuß im Bereich der proximalen Enden der Grundphalangen auf und besitzt einige krausenförmige Falten. Der proximale Teil des Polsters befindet sich ventral vom Tarsus, der größte Teil liegt jedoch ventral der Metatarsalia.

## Der Bau der Polster

Am Aufbau der Polster sind neben einem verdickten ventralen Epithel vor allem Fettgewebe und kollagenes Bindegewebe beteiligt. Der ausgedehnte Fettgewebekörper beider Polster ist die eigentliche bauliche Grundlage; er wird von Bündeln kollagener Bindegewebsfasern in vorwiegend dorsoventraler Richtung durchzogen, und in ihn sind Blutgefäße und Nerven eingebettet. Im proximotibialen Teil des Polsters der Hinterextremität liegt ein plattenförmiges, kleines, vorwiegend knorpeliges Skelettelement.

### *Die Epidermis*

Die Epidermis auf der Ventralseite der Polster unterscheidet sich von der Epidermis auf ihrer dorsalen Seite und der Umgebung der Polsters im wesentlichen durch ihre Mächtigkeit und ihre gegliederte Grenzfläche zum Corium.

Die Epidermis außerhalb der Ventralflächen der Polster mißt etwa 16 µm; ihr Stratum germinativum besteht aus nur sehr wenigen (zwei bis drei) Zellschichten, das Stratum corneum bildet eine sehr dünne Lage auf diesen Zellschichten. Die Grenzfläche zum Corium ist vollkommen glatt.

Die Epidermis dagegen, die die Ventralfläche der Polster bedeckt, ist durch Vorwölbungen in das Corium gekennzeichnet. Im Falle des Daumenpolsters sind diese Vorwölbungen im Zentrum des Polsters besonders deutlich und von kuppelförmigem Aussehen. Sie stehen dicht beieinander und sind im wesentlichen rechtwinkelig zur Epitheloberfläche orientiert. Das Epithel mißt im Bereich der Vorwölbungen im Zentrum des Polsters bis zu 150 µm und zwischen diesen ca. 100 µm. Zum Rande hin verliert es kontinuierlich an Dicke, und die Vorwölbungen flachen sich ab.

Die Grenzfläche zum Corium ist in dem Polster der Planta pedis komplizierter gestaltet. Hier muß zwischen dem schüsselförmig vertieften zentralen Teil und dem Rand unterschieden werden. Innerhalb der schüsselförmigen Vertiefung haben die Vorwölbungen ein zungenförmiges Aussehen, und das Epithel mißt in ihnen 120 µm; zwischen den Vorwölbungen beträgt die Dicke des Epithels 80 µm. Diese Vorwölbungen sind ebenfalls senkrecht zur Epitheloberfläche angeordnet.

Die Grenzfläche des Randepithels zum Corium zeigt im distalen Teil des Polsters vorwiegend sehr schmale Vorwölbungen, die nicht rechtwinkelig zur Epitheloberfläche orientiert sind, sondern nach dorsal und in Richtung auf das Zentrum der Polster weisen. Noch weiter peripher werden diese Vorwölbungen bei sich allmählich verdünnendem Epithel von solchen mit plumperer Gestalt abgelöst. In proximaler Richtung verändert sich dieses Bild. Während die Vorwölbungen auf der fibularen Seite nur breiter und plumper werden, aber die Orientierung von weiter distal beibehalten, weisen sie auf der tibialen Seite senkrecht nach dorsal und sogar in tibiale Richtung.

Im Polster des Daumens sind die dicht beieinander stehenden Zellkerne der basalen Zellschichten des Stratum germinativum vorwiegend von langgestreckt ovalem Umriß, und ihre längsten Achsen sind in etwa senkrecht zur Oberfläche des Epithels angeordnet. Die Kerne der letzten drei bis vier Zellschichten unter dem Stratum corneum besitzen kugelige Gestalt. Innerhalb der Epithelvorwölbungen finden sich bis zum Stratum corneum bis zu zehn Zellagen, zwischen den Vorwölbungen fünf und mehr Zellschichten.

Ein durchgehendes Stratum granulosum existiert nicht, einige der Zellen in der Schicht direkt unter dem Stratum corneum enthalten jedoch Granulationen. Das Stratum corneum liegt kappenförmig dem lebenden Epithel auf und ist im Zentrum des Polsters deutlich am dicksten.

Das ventrale Epithel des Polsters der Fußsohle bietet auch in histologischer Hinsicht ein vielgestaltigeres Bild als das Epithel des Daumenpolsters. Vor seiner Schilderung muß erwähnt werden, daß sich die Zellkerne im Zentrum des Polsters im Gegensatz zu denen im Randepithel nur schlecht anfärben lassen.

Im Zentrum des Polsters sind die Zellkerne des Stratum germinativum ebenfalls langgestreckt und mit ihrer längsten Achse rechtwinkelig zur Epitheloberfläche angeordnet. Kerne mit mehr kugeliger Gestalt finden sich in den drei obersten Zellschichten des Stratum germinativum. Für das durchgehende, gut erkennbare Stratum granulosum sind abgeflachte Zellelemente charakteristisch. In den Vorwölbungen ist das Epithel bis zum Stratum corneum etwa acht Zellschichten und zwischen den Vorwölbungen vier bis fünf Zellagen dick.

Der Randbezirk fällt dadurch auf, daß die Zellkerne des Stratum germinativum mit Ausnahme der obersten Zellschichten bei langgestreckter Gestalt außerordentlich dicht gefärbt sind und besonders in den Epithelvorwölbungen nahezu zwischenraumlos eng beieinander liegen. Diese Zone dichter Färbbarkeit und dichter Lagerung der Zellkerne endet auf dem Niveau der Epithelvorwölbungen in das Corium. Ventral hiervon sind die Zellkerne der fünf Zellschichten bis zum Stratum corneum zwar noch vergleichsweise dicht gefärbt, liegen aber sehr viel weiter auseinander, so wie dieses auch im Zentrum des Polsters der Fall ist. Das

Stratum corneum dieser Randzone ist dadurch ausgezeichnet, daß seine Zellagen in Falten geworfen sind.

Tonofibrillen sind in den ventralen Epithelien der Polster des Daumens und der Hinterextremität ganz besonders reichlich vorhanden. Sie verlaufen größtenteils senkrecht zur Epitheloberfläche. Arkadenförmiges Umbiegen unter dem Stratum corneum konnten wir ebenfalls beobachten. Die tiefen Schichten des Stratum germinativum sind entweder tonofibrillenfrei oder besitzen deutlich weniger Tonofibrillen als die mehr ventral liegenden Schichten. Die Randzone des Polsters der Hinterextremität zeigt in einem wesentlich geringeren Ausmaß sowohl im Stratum germinativum als auch im Stratum corneum doppelbrechende fibrilläre Strukturen.

Die Pigmentierung des Epithels des Daumenpolsters nimmt von der Peripherie zum Zentrum hin ab; aber auch zentral finden sich noch zahlreiche Zellen – vorwiegend in der basalen Zellschicht – mit Melaningranula in den apikalen Zellabschnitten. Im Epithel des Polsters der Fußsohle konnten wir keine melaninhaltigen Zellen feststellen.

## *Der innere Bau der Polster*

Entsprechend der auch makroskopisch auffälligen Gestalt der Polster geht der Umfang des Fettgewebes über das sonst bei Microchiropteren Übliche hinaus. Insbesondere trifft dieses für das Sohlenpolster zu. Während das Fettgewebe im Polster des Daumens lediglich in seinem proximalen Bereich an Mächtigkeit abnimmt, ansonsten aber in gleichförmiger Stärke den wesentlichen Bestandteil des Polsters bildet, läßt das Sohlenpolster Unterschiede zwischen dem Zentrum und der Peripherie erkennen. Im Zentrum ist zwischen dem Epithel einerseits, der Muskulatur und dem Fußskelett andererseits kaum Fettgewebe vorhanden. Der Rand des Organs jedoch besitzt durchgehend eine z. T. kräftige Schicht von Fettgewebe.

Sowohl im Daumenpolster wie auch in dem Polster an der Planta pedis liegt direkt unter dem Epithel eine kräftige mattenartige Lage aus kollagenen Bindegewebsfasern, von der aus

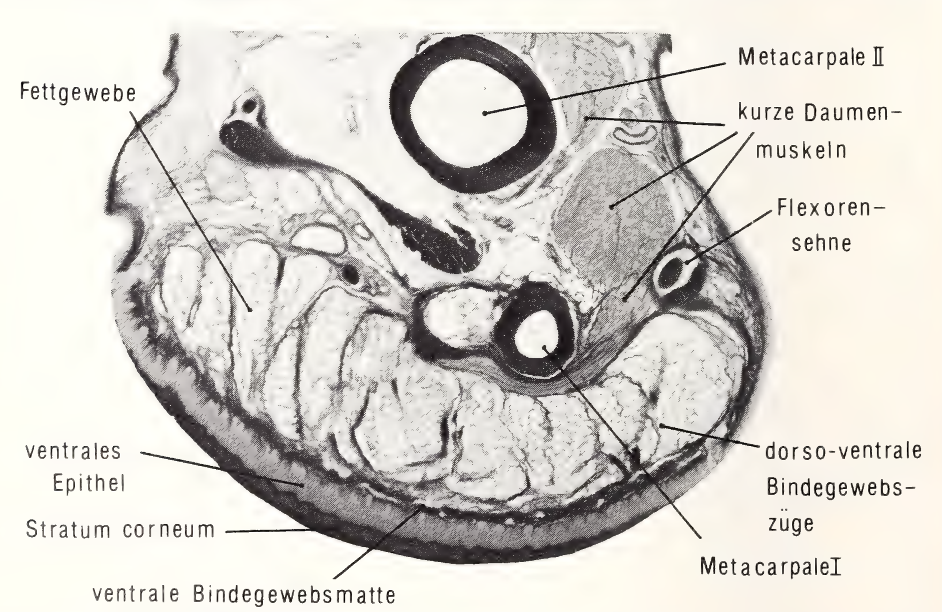



*Abb. 3.* Der Querschnitt durch das Daumenpolster von *Eudiscopus denticulus* zeigt die uhrglasförmige Wölbung des Polsters und die Dickenzunahme des Epithels mit dem Stratum corneum zum Zentrum hin. (Vergr. 46-fach)

Fasern in die schmalen Papillarräume zwischen den Epidermisvorwölbungen einstrahlen. Ein Stratum papillare ist nicht ausgebildet; innerhalb der Bindegewebsmatte finden sich Anschnitte von Gefäßen. An der Dorsalseite der Bindegewebsmatte sind bindegewebige Strukturen befestigt, die von dieser Matte aus mehr oder weniger rechtwinkelig in die Tiefe ziehen.

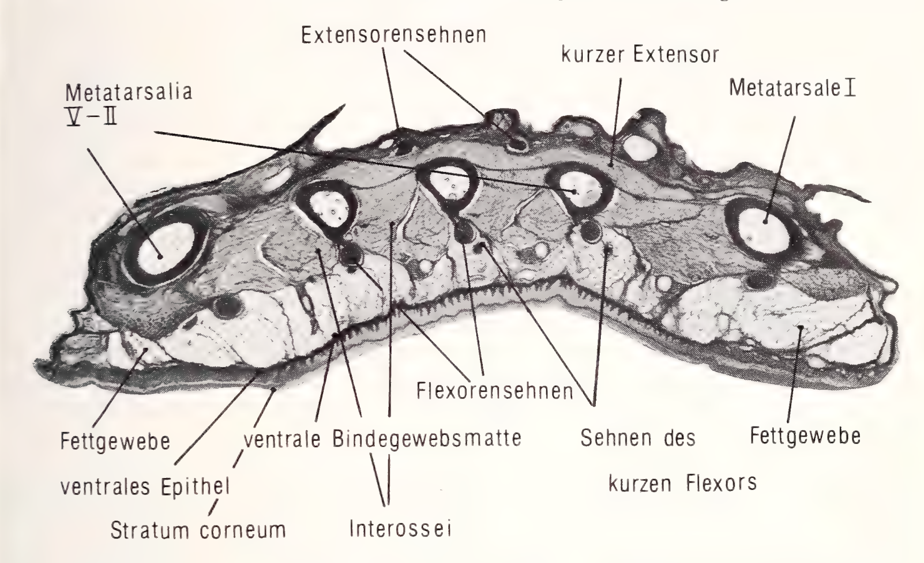



*Abb. 4.* Querschnitt durch das Haftorgan an der Planta pedis von *Eudiscopus denticulus* eben distal der zentralen schüsselförmigen Vertiefung der Ventralseite des Organs. (Vergr. 39-fach)

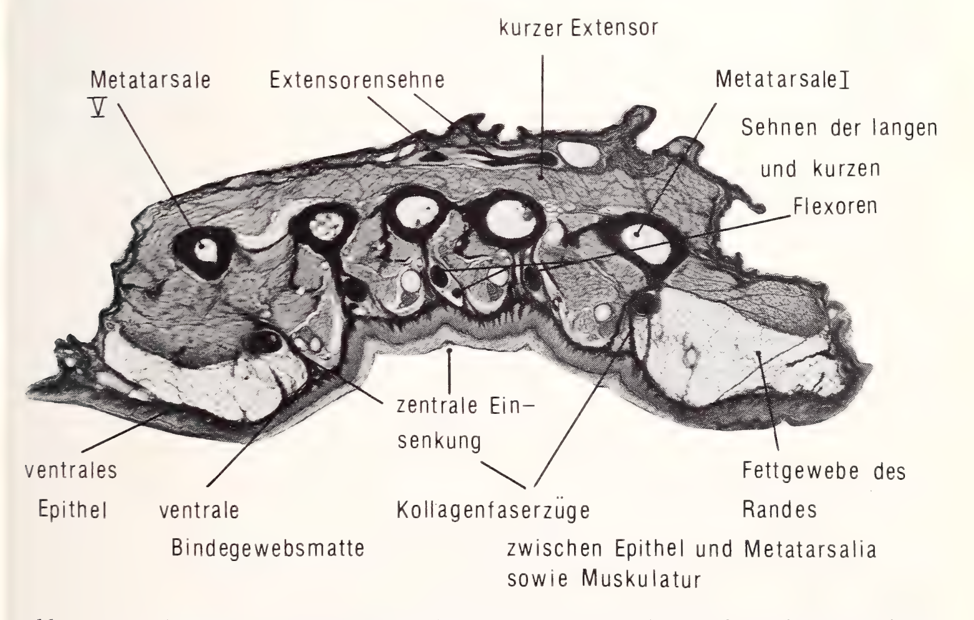



*Abb. 5.* Querschnitt durch das Haftorgan an der Planta pedis von *Eudiscopus denticulus* proximal vom Schnitt der Abb. 4. Deutlich erkennbar ist die Faserverbindung zwischen Epithel einerseits, Metatarsalia und Muskulatur andererseits. Charakteristisch ist ferner die zentrale Einsenkung, das Fehlen von Fettgewebe im Zentrum und sein Vorkommen im Haftorganrand. (Vergr. 39-fach)

Diese Strukturen haben anscheinend z. T. die Gestalt schmaler Septen, in ihnen verlaufen häufig kleinere Gefäße zum ventralen Epithel. Durch sie wird aber keinesfalls der Fettgewebskörper vollständig unterteilt, sie dienen vielmehr nur der Verankerung des Epithels und des darunter befindlichen Bindegewebes.

Im Polster der Vorderextremität gehen diese Bindegewebszüge in der Tiefe zum Teil U-förmig ineinander über oder sind an anderen Strukturen, etwa der Fascie kurzer Daumenmuskeln befestigt; dieses allerdings nicht dergestalt, daß eine Übertragung von Muskelzug auf das Epithel möglich erscheint. Den Bindegewebszügen aus kollagenem Material sind elastische Fasern beigesellt. Insbesondere im Zentrum des Polsters, nahe dem Daumengrundgelenk, findet sich eine größere Fülle von elastischen Fasern, die sogar das Fettgewebe in den Hintergrund treten läßt. Diese elastischen Fasern sind an der Kapsel des Daumengrundgelenks befestigt und ziehen nach ventral in Richtung auf die bindegewebige Matte unter dem Epithel, die ebenfalls auch elastische Fasern führt.

In der Peripherie der Polster – im Randbereich des Polsters der Vorderextremität und jenseits des Randes des Polsters der Planta pedis – liegen nahe den dort befindlichen Haaren neben den Talgdrüsen umfangreiche Knäueldrüsen, die als apokrine Schweißdrüsen anzusprechen sind. Die Drüsenschläuche sind von dicht beieinander liegenden Myoepithelzellen umgeben. Für eine Befeuchtung der ventralen Fläche der Polster, wie dieses bei den Haftorganen von *Thyroptera* und *Myzopoda* gefunden wurde, kommen diese Drüsen wegen ihrer Lage nicht in Betracht.

Während im Polster des Daumens zwischen dem Epithel einerseits, Muskeln oder Skelettelementen andererseits keine Strukturen gefunden wurden, denen man die Übertragung von Zugkräften auf das Epithel zuschreiben könnte, liegen solche Verbindungen im Sohlenpolster in ausgeprägter Form vor. Und zwar sind die Metatarsalia nahe ihren Basen über eine lange Strecke hinweg durch sehr kräftige, massive Faserzüge mit dem Epithel bzw. der darunter liegenden Bindegewebsmatte verbunden.

Von dieser Bindegewebsmatte aus verlaufen die Faserzüge nach dorsal, und zwar zu den drei mittleren Metatarsalia, die hier exakt unter der zentralen Einsenkung des Polsters liegen; ferner zu dem mehr unter dem Rand liegenden Metatarsus des Hallux und dem Skelettelement im hinteren tibialen Rand des Polsters, sowie in Richtung auf den Metatarsus der fünften Zehe. Die Kollagenfaserbündel ziehen lateral und medial an den jeweiligen Flexorensehnen vorbei und enden im Periost des Metatarsalknochens. Nur die in Richtung auf den Metatarsus der fünften Zehe ziehenden Fasern besitzen ausschließlich Anschluß an einen ventral auf dem Metatarsus liegenden Muskel, den wir für den Abductor digiti quinti halten. Die medial der Flexorensehne zum Metatarsus des Hallux ziehenden Faserbündel besitzen auch Kontakt mit der bindegewebigen Umhüllung der dort liegenden Fußmuskulatur. Die Faserbündel zu den Zehen I und V, die am weitesten zum Rand des Polsters hin liegen, werden auch noch am weitesten proximal angetroffen. Ihre Befestigung an der Bindegewebsmatte unter dem Epithel bedingt auf der Epitheloberfläche die Furche zwischen dem Rand des Polsters und seiner zentralen schüsselförmigen Vertiefung. Die dem Corium zugewandte Seite des Epithels spiegelt diese Befestigung ebenfalls wieder. Das Epithel besitzt hier – insbesondere proximal – leistenartige Verdickungen.

Bei dem oben erwähnten Skelettelement im proximotibialen Teil des Polsters handelt es sich um eine überwiegend hyalinknorpelige Platte, die den hinteren tibialen Rand des Polsters auf etwa der halben Breite des Polsters stützt. Diese Knorpelplatte liegt näher am dorsalen als am ventralen Epithel des Polsters. Der fibulare Rand der Platte wird durch Knochengewebe verstärkt, das über den vorderen Rand der Knorpelplatte nach distal hinausragt und dort unmittelbar dem medialen Rand der Tarsalknochen anliegt. Es ist dieser knöcherne Bereich des Skelettelements, der durch mehrere sehr kräftige Faserzüge mit der Umgebung, dem Epithel und der plantaren Fläche der Tarsalknochen, verbunden ist. Vom vorderen Rand des gesamten Elements entspringt ein breiter, nach distal verlaufender Muskel, der wie ein Abductor hallucis brevis medial am metatarsophalangealen Gelenk des Hallux ansetzt.

## Diskussion

Nach den vorstehend geschilderten Befunden gibt es keinen Anhalt dafür, daß die Daumenpolster von *Eudiscopus* die Funktion von Haftorganen besitzen. Die Ausbildung eines nicht gegliederten Fettgewebekörpers, das zum Zentrum des Polsters hin verdickte, am Rande vergleichsweise dünne Epithel sowie das Fehlen von Faserbündeln, die Zugkräfte auf das Epithel übertragen könnten, und die Tatsache, daß keine Muskeln mit einer solchen Funktion in Verbindung gebracht werden können, spricht vielmehr dafür, daß diese Gebilde nur druckelastische Polster darstellen. Die Größe dieser Polster ist allerdings bemerkenswert. Der vergleichsweise kurze Daumen ist unserer Meinung nach nicht in eine Position zu bringen, in der er nach vorn weisen würde. Vielleicht darf man daraus schließen, daß Daumen und Polster eine funktionelle Bedeutung nicht während der Bewegung auf dem Boden, sondern während der Ruheperioden – möglicherweise an mehr oder weniger senkrecht orientierten Unterlagen – besitzen.

Bei den Sohlenpolstern handelt es sich nämlich ganz eindeutig um Haftorgane, wie dieses ja aufgrund der äußeren Form und ohne weitere Untersuchung in der Vergangenheit auch schon behauptet wurde (Osgood 1932). Und zwar stellen diese Polster Saugorgane dar, worauf ebenfalls die schüsselförmige Vertiefung ihrer ventralen Oberfläche hindeutet. Darüber hinaus weisen die Polster aber auch die bei Saugorganen anderer Microchiropteren als für diese Funktion notwendig erkannten Strukturen auf (Schliemann 1970): Das verdickte ventrale Epithel bietet mechanischen Schutz bei Anheftung an eine Unterlage, und seine kompliziert gestaltete Grenzfläche zum Corium dient der Befestigung einer direkt unter dem Epithel liegenden bindegewebigen Matte. Diese Matte steht ihrerseits mit den kräftigen Bindegewebszügen in Verbindung, die an den Metatarsalknochen bzw. an der Muskulatur enden. Die Faserzüge sind geeignet, Zugkräfte zu übertragen, die durch Bewegung des Fußes im oberen Sprunggelenk nach dorsal bei Kontraktion der extensorisch tätigen, auf dieses Gelenk wirkenden Muskeln erzeugt werden; ein Muskel auf der fibularen Seite der Planta vermag direkt auf das Epithel zu wirken. Wie für diese Funktionsweise vorausgesetzt werden kann, sind die Faserzüge im zentralen Bereich des Epithels des Haftorgans befestigt. Während der Rand des Organs bei der Anheftung an die Unterlage gepreßt wird, vermag der Zug an diesen Faserzügen zentrale Partien des Epithels nach dorsal anzuheben, um den für die Anheftung erforderlichen reduzierten Druck unter dem Organ zu erzeugen. Der Fettgewebekörper der Randpartien sorgt aufgrund der mechanischen Eigenschaften des Fettgewebes für die elastische Verformbarkeit des Organs in seiner Peripherie. Die Verformbarkeit ist für die Abdichtung des Raumes unter dem Zentrum des Organs gegen die Umgebung von Bedeutung.

Bei der im Zusammenhang mit einer Anheftung ausgeführten extensorischen Bewegung des Fußes im Sprunggelenk dürften im wesentlichen wohl nur die Seitenränder und der Distalrand des Haftorgans in dorsaler Richtung bewegt werden; der proximale Rand verbleibt als Drehpunkt dieser Bewegung am Haftuntergrund. Hiermit steht in Übereinstimmung, daß die Lateralränder und vor allem der Distalrand sehr viel deutlicher vom Zentrum des Haftorgans abgesetzt sind als der proximale Rand. Der tibiale Teil des proximalen Randes, der durch ein Skelettelement gestützt wird, ist wahrscheinlich – bei leicht nach außen (tibial) gestelltem Fuß – darüber hinaus zur Abstützung des Fußes bei Anheftung auf Druck belastet.

Im Vergleich zu den Haftorganen anderer Microchiropteren ergibt sich, daß die Haftorgane von *Thyroptera* und *Myzopoda* (Schliemann 1970; Wimsatt und Villa-r 1970) sehr viel komplexer gebaut sind. Dieses gilt nicht nur wegen der dort vorkommenden Hautdrüsen, sondern wird auch anhand der Organisation des Fettgewebekörpers durch Bindegewebsstrukturen und durch das Ausmaß deutlich, in dem bei *Thyroptera* und *Myzopoda* Muskulatur direkten Anschluß an das ventrale Epithel gefunden hat. Ohne Zweifel aber ist das Haftorgan der Fußsohle des *Eudiscopus* hinsichtlich der funktionsgerechten äußeren

Gestalt, des Baues des Epithels, der Anordnung des Fettgewebes und der zugfesten Strukturen als differenzierter anzusehen als die Daumen- und Fußsohlenpolster von *Tylonycteris* (Schliemann und Hoeber 1978). Während bei den zuvor untersuchten Formen jeweils die Organe am Daumen kräftiger ausgebildet waren bzw. im wesentlichen von ihnen die Funktion als Haftorgan ausgeübt wurde, liegen bei *Eudiscopus* einzigartige Verhältnisse insofern vor, als diese Funktion ausschließlich vom Sohlenpolster wahrgenommen wird.

Solange keine zuverlässigen biologischen Beobachtungen über *Eudiscopus* bekannt werden, bleiben Erörterungen über die Art der Benutzung der Haftorgane Spekulation. Immerhin ist aber wahrscheinlich, daß ein so weit ausgestaltetes Haftorgan nicht nur gelegentlich, wie dieses für *Tylonycteris* vermutet wird (Schliemann und Hoeber 1978), sondern immer dann eingesetzt wird, wenn sich diese Tiere an ihren Rastplätzen aufhalten. Das Fehlen von Hautdrüsen und der stark abgeflachte Schädel machen wahrscheinlich, daß diese Rastplätze nicht an Blattoberflächen eingenommen werden, wie dieses für *Thyroptera* nachgewiesen ist (Carvalho 1939; Findley und Wilson 1974) und für *Myzopoda* (Schliemann und Maas 1979) angenommen wird. Vielmehr ist daran zu denken, daß *Eudiscopus* solche Rastplätze aufsucht, die durch enge Spalten zugänglich sind, möglicherweise sind diese auch Binnenräume von Bambusinternodien, wie sie von *Tylonycteris* (Medway 1969; Medway und Marshall 1970/1972) benutzt werden.

## Danksagung

Das Field Museum of National History, Chicago, hat uns für unsere Untersuchungen eines der zwei existierenden Alkoholexemplare zur Verfügung gestellt. Dem damaligen Curator of Mammals, Dr. Louis de la Torre, danken wir für seine großzügige Hilfe.

## Zusammenfassung

Von dem Vespertilioniden *Eudiscopus denticulus* (Osgood, 1932) sind nur acht Exemplare bekannt. Diese wurden 1924 in Burma bzw. 1929 in Nordlaos gesammelt. Charakteristische Merkmale sind neben einem in dorsoventraler Richtung abgeflachten Schädel vor allem auffällige Polsterbildungen am Daumen und an der Fußsohle. Das scheibenförmige Polster der Planta pedis wurde bereits bei der Erstbeschreibung von *Eudiscopus* als Haftorgan angesprochen. Untersuchungen über den Bau dieser Gebilde lagen bislang nicht vor.

Unsere Befunde zeigen, daß es sich bei dem Polster an der Fußsohle tatsächlich um ein Haftorgan handelt. Starke Kollagenfaserzüge verkehren zwischen den Metatarsalknochen und dem ventralen Epithel im schüsselförmig vertieften Zentrum des Polsters. Dorsalwärts gerichtete Bewegungen der Metatarsalia müssen zur Folge haben, daß dieses Epithel im Polsterzentrum bei einem an eine Unterlage gebrachten Haftorgan ebenfalls nach dorsal bewegt wird; der auf diese Weise entstehende reduzierte Druck zwischen Unterlage und Haftorgan ist Voraussetzung für die Anheftung nach dem Funktionsprinzip Saugorgan. Fettgewebe und ein verdicktes ventrales Epithel sind weitere wichtige Baubestandteile des Haftorgans.

Es gibt keine Anhaltspunkte dafür, daß dem Daumenpolster gleichfalls die Funktion eines Haftorgans zukommt. Es ist vielmehr wahrscheinlich, daß es lediglich ein druckelastisches Polster darstellt, wie es, wenn auch weniger umfänglich, bei anderen Microchiropteren ebenfalls vorkommt.

## Literatur

Carvalho, A. L. de (1939): Zur Biologie einer Fledermaus (*Thyroptera tricolor* Spix) des Amazonas. Sitz. ber Ges. Naturf. Fr. Berlin, 249–253.

Conisbee, L. R. (1953): Genera and subgenera of recent mammals. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Findley, J. S.; Wilson, D. E. (1974): Observations on the neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* Spix. J. Mammalogy **55**, 562–571.

Koopman, K. F. (1970): A second locality for *Eudiscopus denticulus* (Chiroptera, Vespertilionidae). J. Mammalogy **51**, 191.

— (1972): *Eudiscopus denticulus.* Mamm. Species No. **19**, 1–2.

Medway, Lord (1969): The wild mammals of Malaya and offshore islands including Singapore. London: Oxford Univ. Press.

Medway, Lord; Marshall, A. G. (1970): Roost-site selection among flat-headed bats (*Tylonycteris* spp.). J. Zool. **161**, 237–245.

— (1972): Roosting associations of flat-headed bats, *Tylonycteris* species (Chiroptera: Vespertilionidae), in Malaysia. J. Zool. **168**, 463–482.
Osgood, W. H. (1932): Mammals of the Kelley-Roosevelts and Delacour Asiatic Expeditions. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser. **18**, 193–339.
Schliemann, H. (1970): Bau und Funktion der Haftorgane von *Thyroptera* und *Myzopoda* (Vespertilionoidea, Microchiroptera, Mammalia). Z. w. Zool. **181**, 353–400.
— (1971): Die Haftorgane von *Thyroptera* und *Myzopoda* (Microchiroptera, Mammalia) – Gedanken zu ihrer Entstehung als Parallelbildungen. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **9**, 61–80.
— (1975): Über die Entstehung von Haftorganen bei Chiropteren. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 249–259.
Schliemann, H.; Hoeber, M. (1978): The structure and function of the pads on the thumb and foot of *Tylonycteris.* Proc. 4th Int. Bat Res. Conf. Nairobi.
— (1978): Über die Bambusfledermaus. Natur u. Museum **108**, 44–48.
Schliemann, H.; Maas, B. (1979): *Myzopoda aurita.* Mamm. species No. **116**, 1–2.
Tate, G. H. H. (1942): Review of the Vespertilionine bats, with special attention to genera and species of the Archbold collections. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **80**, 221–297.
Walker, E. P. (1964): Mammals of the world. Baltimore: Johns Hopkins Press.
Wimsatt, A. W.; Villa-R, B. (1970): Locomotor adaptations in the disc-winged bat *Thyroptera tricolor.* I. Functional organization of the adhesive discs. Am. J. Anat. **129**, 89–120.

*Anschrift der Verfasser:* Prof. Dr. Harald Schliemann, Charlotte Rehn, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

# Zur lokomotorischen Aktivität des Lisztäffchens, Saguinus oedipus oedipus (Linnaeus, 1758) in Gefangenschaft

Von C. Welker, W. Meinel, M. Grebian und B. Lührmann

*Eingang des Ms. 19.3.1979*

## Abstract

*To the general activity of the cotton-top marmosets, Saguinus oedipus oedipus (Linnaeus, 1758) in captivity*

In observation of eight cotton-top marmosets a rythm in the activity time itself, as well as in the circadian rhythm was evident. The general activity of this diurnal species showed two to three intense periods. The rhythm curves were individually very different, but in pairs periods of high activity of one animal corresponded to similar periods of the other one. Under laboratory conditions, the pattern of locomotion most frequently observed was jumping. This high frequency was clearly affected by the inventory of the cages.

## Einleitung

Unabhängig von dem grundsätzlichen Wechsel zwischen Aktivitätszeit und Inaktivitätszeit während des 24-Stunden-Tages (circadiane Rhythmik) ist auch innerhalb der Aktivitätszeit eine Rhythmik erkennbar. Diese für das Lisztäffchen *Saguinus oedipus oedipus* aufzuzeigen, ist Ziel dieser Arbeit. Bei der Ermittlung der Aktogramme berücksichtigen wir jedoch nicht jedes „Tätigsein" eines Tieres, vielmehr beschränken wir uns auf die lokomotorische Aktivität der Tiere. Daneben wird die zeitliche Verteilung anderer – nichtlokomotorischer – Aktivitäten diskutiert.

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4501-0039 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 39–44
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

## Material und Methodik

Zur Untersuchung dienten acht *Saguinus oedipus oedipus* (Linnaeus, 1758). Sieben der Tiere importierten wir 1974 als Wildfänge, eines (S 11) wurde in Kassel geboren und war zum Zeitpunkt der Untersuchung 10 Monate alt.

In der Kolonie werden die Lisztäffchen paarweise bzw. gemeinsam mit ihren Nachkommen gehalten, dementsprechend fanden unsere Beobachtungen, die sich über zwei Jahre erstreckten, an vier Gruppen statt: Gruppe I ♂ S7 und ♀ S1 (Juni 1976), Gruppe II ♂ S5 und ♀ S2 (Juli 1976), Gruppe III ♂ S3, ♀ S4, ♂ S11 (August 1977) und Gruppe IV ♂ S9 und ♀ S2 (März 1978).

Die Tiere erhalten täglich zu Aktivitätsbeginn einen Brei aus Reisflocken, rohem Ei, Vitaminpräparaten, Kalk und Lebertran, mittags Milch mit Lebertran und Früchte nach jahreszeitlichem Angebot, weiterhin steht ihnen Wasser ad libitum zur Verfügung. Räume und Käfige werden täglich einmal gereinigt, bei der hier vorgelegten Untersuchung vor Beobachtungsbeginn (Gruppe I und II) bzw. während der Beobachtungen (Gruppe III und IV). In die Haltungsräume fällt Tageslicht, zusätzlich werden diese durch Neonlampen von 7.00 bis 19.00 Uhr über eine Schaltuhr beleuchtet.

Den Lisztäffchen standen drei unterschiedliche Käfigtypen zur Verfügung, den Gruppen I und II Käfigtyp I (100 × 130 × 200 cm), der Gruppe III Käfigtyp II (150 × 130 × 200 cm) und der Gruppe IV Käfigtyp III (90 × 90 × 250 cm). Die Käfige waren mit unterschiedlichem Inventar ausgerüstet (vgl. Abb. 1–3).

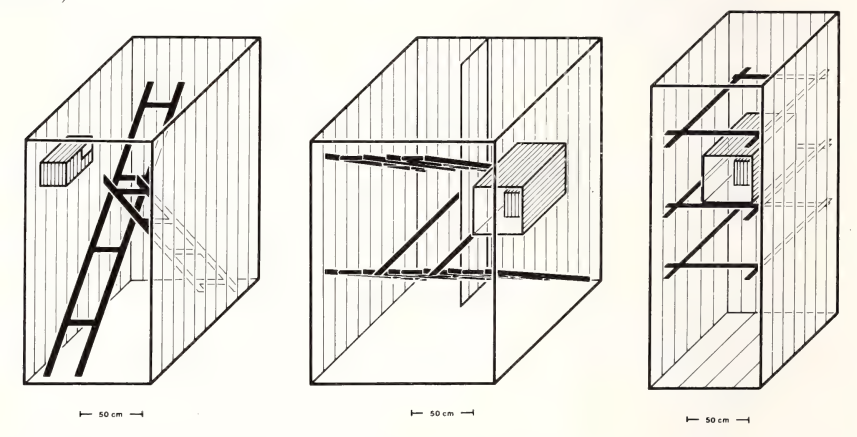



*Abb.1. (links).* Käfigtyp I mit Inventar (1 Schlafkasten, 2 Holzleitern). – *Abb.2 (Mitte).* Käfigtyp II mit Inventar (1 Innenkäfig mit Schlafkasten, 5 Holzleitern, 2 waagrechte Holzleisten). – *Abb.3. (rechts).* Käfigtyp III mit Inventar (1 Innenkäfig mit Schlafkasten, 12 waagrechte Holzleisten). Schraffiert: Feste Wände bzw. Mauerwerk

Die abgebildeten Aktivitätskurven stützen sich auf jeweils 30 (Gruppe I und II) bzw. 36 (Gruppe III und IV) Protokollstunden. Für die Ermittlung der Kurven wurden die Tiere von 8.00 bis 18.00 Uhr (Gruppe I und II) bzw. von 7.00 bis 19.00 Uhr (Gruppe III und IV) beobachtet. Um möglichst eine Beeinflussung der Ergebnisse durch jahreszeitliche Verschiebungen und Reproduktionszyklen auszuschließen, beobachteten wir stets an aufeinanderfolgenden Tagen, nämlich die Gruppen I und II (ein Beobachter) an jeweils sechs aufeinanderfolgenden Tagen täglich fünf Stunden, wobei auf jede Beobachtungsstunde eine Stunde Pause folgte, die Gruppen III und IV (zwei Beobachter) an drei aufeinanderfolgenden Tagen täglich 12 Stunden, hier wechselten die Beobachter stündlich. Somit standen für jede Stunde der protokollierten Aktivitätszeit drei Werte zur Verfügung, durch deren Mittlung wir die für die Aktogramme verwandten Werte erhielten.

Bei den Untersuchungen saßen wir zentral vor den Käfigen und protokollierten mit Hilfe einer Strichliste neben anderen Aktivitäten die Häufigkeit des Springens, Kletterns und Laufens; die Dauer und Intensität der entsprechenden lokomotorischen Aktivitäten fand hierbei keine Berücksichtigung.

## Ergebnis

Die bevorzugte und für den Verlauf der Gesamtaktivitätskurve bestimmende Lokomotionsweise war für alle untersuchten Lisztäffchen das Springen. Klettern und Laufen sind für

die lokomotorische Gesamtaktivität der Paare S1/S7 und S2/S5 fast ohne Bedeutung (Abb. 4, 5) die Häufigkeit des Kletterns und Laufens ist vielmehr gleichmäßig über den Tag verteilt. S3, S4 und S11 laufen und klettern (S4 und S11) hingegen zu Zeiten hoher Aktivität mehr als zu Zeiten niedriger Aktivität, doch bleibt auch hier die lokomotorische Aktivität Springen für die Gesamtaktivität verantwortlich (Abb. 6). Eine Ausnahme bilden S2 und S9, bei diesen ist die Häufigkeit der Bewegungsweise Laufen fast gleich hoch oder sogar höher als die des Springens (Abb. 7).

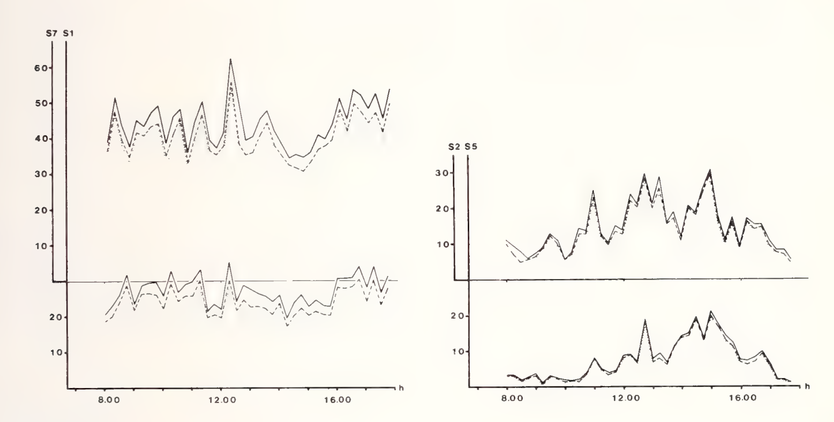



*Abb. 4. (links).* Aktogramme (15-Minuten-Raster), Gruppe I. ——— Lokomotorische Gesamtaktivität; · · · · · · Häufigkeitskurve der lokomotorischen Aktivität Springen. Die Differenz zwischen gepunkteter und gestrichelter Kurve gibt die Häufigkeit des Kletterns, die zwischen gestrichelter und durchgezogener Kurve die Häufigkeit des Laufens an. – *Abb. 5 (rechts).* Aktogramme (15-Minuten-Raster), Gruppe II. (Legende vgl. Abb. 4)

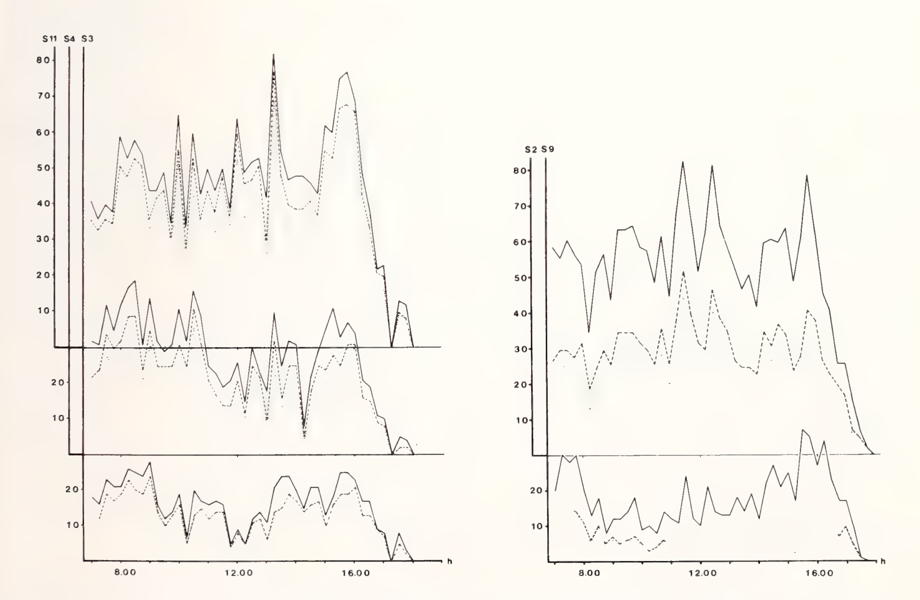



*Abb. 6 (links).* Aktogramme (15-Minuten-Raster), Gruppe III. *Abb. 7 (rechts).* Aktogramme (15-Minuten-Raster), Gruppe IV. (Legende vgl. Abb. 4)

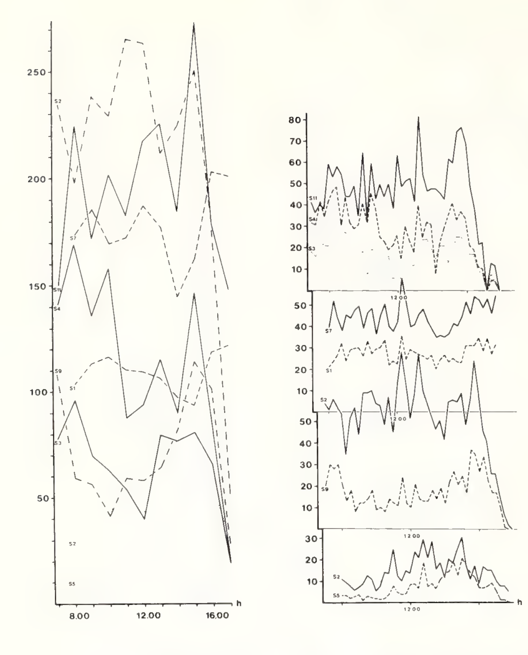



*Abb. 8 (links).* Aktogramme der lokomotorischen Gesamtaktivität (60-Minuten-Raster). – *Abb. 9 (rechts).* Aktogramme (15-Minuten-Raster). Beachte: Die Aktogramme von S2, S9 und S5 sind um 45 Minuten nach rechts verschoben

Für alle untersuchten Tiere ist weiterhin ein Wechsel zwischen Zeiten höherer und Zeiten niedrigerer Aktivität auffällig (Abb. 4–6). Bei der Wahl eines anderen Rasters (60-Minuten-Raster) wird darüberhinaus deutlich, daß alle Tiere ein ausgeprägtes Endmaximum und – mit Ausnahme von S2/S5 – ein ausgeprägtes Morgenmaximum zeigen; ein Mittagsmaximum schließlich ist mehr oder weniger ausgeprägt, bei besonders aktiven Tieren (S2, S11) kann das Mittagsmaximum jedoch sogar zum Hauptmaximum werden (Abb. 8).

Daneben fällt bei allen vier untersuchten Gruppen auf, daß die Kurven der Partner eines Paares, bzw. der Mitglieder einer Gruppe sich vor allem in der Höhe der Aktivität unterscheiden, sonst verlaufen sie synchron und weisen Minima und Maxima zur gleichen Zeit auf (Abb. 4–7).

Da bei allen *Saguinus oedipus* das Minimum vor dem Endmaximum deutlich ausgeprägt ist (Abb. 8), haben wir zu einem genaueren Vergleich die Kurven der Gesamtaktivität (15-Minuten-Raster) der einzelnen Gruppen so verschoben, daß die Minima der jeweils aktivsten Tiere einer Gruppe übereinanderfallen (Abb. 9). Neben den bereits beschriebenen Übereinstimmungen zwischen den Mitgliedern einer Gruppe wird deutlich, daß auch die Aktogramme der verschiedenen Tiere sich ähneln, besonders auffällig wird dies bei dem Vergleich der Kurven der aktivsten Tiere, nämlich S11, S7 und S2 (Gruppe IV). Doch zeigen auch die Aktogramme von S1 und S4, also die der Tiere mit mittelhoher Aktivität einen entsprechenden Verlauf. Nur die Kurven von S2 und S5 weichen von dem grundsätzlichen Muster ab, was diskutiert werden soll.

Weiterhin ist zu erkennen, daß das Mittagsmaximum aller Tiere etwa drei Stunden dauert, der Beginn des Maximums jedoch variiert. Dementsprechend ändert sich auch Anfangs- und Endmaximum. Das Anfangsmaximum wiederum ist durch (mindestens) eine Phase geringerer Aktivität unterbrochen.

## Diskussion

Die präferierte Bewegungsweise der Lisztäffchen ist offensichtlich abhängig von dem Inventar des ihnen angebotenen Käfigs, so bewegt sich *Saguinus oedipus oedipus* in einem Käfig, dessen Inventar aus zwei Leitern besteht (Käfigtyp I, Abb. 1), vornehmlich springend, in ei-

nem Käfig, der mit waagerechten Holzleisten ausgerüstet ist (Käfigtyp III, Abb. 3), hingegen sehr häufig laufend. Diese Abhängigkeit der bevorzugten Lokomotionsweise von der Einrichtung des Käfigs beobachteten wir auch an *Cebus* und *Callithrix*. Sie korrespondiert der für Callitrichidae berichteten Anpassungsfähigkeit an veränderte Habitate (Waldvernichtung u. ä.).

Bedingt durch die unterschiedliche Einrichtung der Käfige sind die vorgestellten Aktogramme in ihrer Höhe nur bedingt vergleichbar, da das Springen wohl eine energieverbrauchendere Lokomotionsweise darstellt als das Laufen, d. h. bei gleichem Energieverbrauch kann ein Individuum in einem bestimmten Zeitabschnitt häufiger laufen als springen. So erscheint auch die Aktivität von S2 (Abb. 7) im Vergleich zu den anderen Tieren höher als nach unserem Eindruck berechtigt. Somit kann auch für die unterschiedliche Höhe der Aktivität von S2 während der ersten und der zweiten Beobachtung neben dem Einfluß des Sozialpartners (S5 war an *Strongyloides* erkrankt) die unterschiedliche Einrichtung der Käfige verantwortlich sein. Gerade bei diesem Weibchen wird bei Vergleich beider Kurven (Abb. 5, Abb. 7) das Vorhandensein eines Individualmusters überaus deutlich, das offensichtlich über zwei Jahre unverändert blieb. So sind Beginn und Ende von Mittel- und Endmaximum im März 1978 zur gleichen Zeit wie im Juli 1976. Über das Anfangsmaximum kann hier keine Aussage getroffen werden, da bei der ersten Beobachtung die erste Aktivitätsstunde nicht protokolliert wurde. Es ist jedoch zu vermuten, daß auch hier (7.00–8.00 Uhr) die lokomotorische Aktivität hoch gewesen sein dürfte. Das Nichtprotokollieren der ersten Aktivitätsstunde bei der ersten Beobachtung wäre somit Ursache des von den anderen Tieren abweichenden Verlaufes. Nämliches gilt für das Männchen S5.

Die Aktogramme der Mitglieder aller vier untersuchten Gruppen (Abb. 4–7) verlaufen trotz erheblicher individueller Unterschiede synchron zueinander, was auf gegenseitige Stimmungsübertragung zurückgeführt werden kann (vgl. auch Welker und Lührmann 1979).

Den Befunden an anderen Primaten korrespondiert die dreiphasige Verteilung der lokomotorischen Aktivität. Innerhalb der Prosimiae wird diese für einige Species berichtet (vgl. Welker 1977) und konnte von uns für die Genera *Callithrix, Callicebus* und *Cebus* ebenfalls belegt werden. Nach Christen (1974) zeigt *Saguinus midas* einen ähnlichen Verlauf. Weiterhin liegen Beobachtungen aus dem Freiland für *Saguinus oedipus geoffroyi* vor. So sind nach Hladik und Hladik (1969) keine Ruheperioden während des Tages zu beobachten; nach Moynihan (1970) zeigen die Tiere gewöhnlich nur geringe Tendenzen, gegen Mittag oder während der ersten Nachmittagsstunden Ruhepausen einzulegen, doch ruhen sie kurz nach der ersten Hälfte des Vormittags. Nach Dawson (1976) wiederum legt *Saguinus oedipus geoffroyi* größere Entfernungen in den ersten Morgenstunden und in den letzten Stunden vor Aktivitätsende zurück, was dieser Autor durch das Verhalten der Beute erklärt, die, soweit es sich um tagaktive Tiere handelt, in den ersten Morgenstunden noch nicht ihre volle Aktivität erreicht haben und in den Abendstunden inaktiv werden; entsprechendes gilt auch für nachtaktive Falter. Es wäre nach Dawson (1976) vom Energieaufwand her günstiger, zu diesen Zeiten Nahrung zu suchen.

Für alle drei Beobachtungen finden sich entsprechende Befunde in unserer Kolonie. So zeigen die Tiere zu Aktivitätsbeginn und -ende erhöhte Aktivität, sind gegen Mittag aktiv, ruhen kurz nach der ersten Hälfte des Vormittags und legen während des Tages niemals ausgeprägte Phasen völliger Inaktivität ein, sind also während des gesamten Tages aktiv. Die unterschiedlichen Befunde im Freiland dürften demnach wohl eher durch die Betonung bestimmter Aspekte der Aktivität bedingt sein und widersprechen sich nur scheinbar.

Unsere Tiere „nutzten“ die 12stündige künstliche Tageslänge nicht aus, schliefen also deutlich länger als zwölf Stunden (vgl. Abb. 6 und 7). Auch dies entspricht den Befunden aus dem Freiland, wo die Tiere erst nach Sonnenaufgang aktiv werden und bereits vor Sonnenuntergang ihre Aktivität beenden (Moynihan 1970; Dawson 1976). Nach Dawson (1976) ist der Aktivitätsbeginn auch abhängig von der Aktivität des vorangegangenen Tages. Waren

seine Tiere am Vortag noch in den späten Abendstunden aktiv, dann wachten sie später auf. Beendeten sie ihre Aktivität jedoch schon in den frühen Nachmittagsstunden (bedingt durch Regenfall o. ä.), begannen sie am darauffolgenden Tag ihre Aktivitätsphase zu einem früheren Zeitpunkt.

Zur Häufigkeit der Nahrungsaufnahme sei bemerkt, daß bei allen von uns untersuchten Individuen die Häufigkeit der Nahrungsaufnahme zu Zeiten geringerer lokomotorischer Aktivität abnahm. Grundsätzlich fraßen die Lisztäffchen jedoch während der gesamten Aktivitätszeit, vermehrt jedoch in den Abendstunden (vgl. Welker und Lührmann 1979). Gleiches fand Christen (1974) für *Saguinus midas* und *Cebuella pygmaea*. Bemerkenswert ist, daß diese Laborbefunde den Ergebnissen im Freiland an *Saguinus oedipus geoffroyi* (Dawson 1976) entsprechen, wenngleich hier der Faktor Beuteinsekten (s. o.) entfällt. Darüberhinaus war auffällig, daß die Nahrungsaufnahmekurven aller Tiere einer Gruppe zueinander synchron verliefen, was auf gegenseitige Stimmungsübertragung hindeutet.

Gegenseitige Stimmungsübertragung konnte auch bei dem Sichputzen und bei der gegenseitigen sozialen Körperpflege beobachtet werden. Beide Verhaltensweisen nehmen zu Zeiten geringerer Aktivität zu, was auch Dawson (1976) im Freiland fand. Bei allen von uns untersuchten Gruppen waren die Weibchen sowohl bei der sozialen Körperpflege, als auch beim Sichputzen auffallend aktiver als die Männchen. Hampton et al. (1966) beschreiben hingegen, daß beide Geschlechter gleich häufig den Partner putzen, Moynihan (1970), daß dominantere Individuen häufiger oder länger von weniger dominanten geputzt werden als umgekehrt.

## Zusammenfassung

Unsere Untersuchung zur lokomotorischen Aktivität von *Saguinus oedipus oedipus* hat ergeben:

Die Aktivitätszeit der diurnalen Lisztäffchen dauert weniger als zwölf Stunden. In Abhängigkeit von dem Inventar des Käfigs werden bestimmte Lokomotionsweisen bevorzugt angewandt. Während der Aktivitätszeit sind zwei bis drei Maxima erkennbar, ein Anfangsmaximum, das durch eine Phase geringer Aktivität unterbrochen wird, ein Endmaximum und ein mehr oder weniger deutliches Mittelmaximum. Bei den Aktogrammen sind erhebliche individuelle Unterschiede offensichtlich, doch gleichen sich die Kurven der Tiere einer Gruppe in ihrem Verlauf, was auf gegenseitige Stimmungsübertragung zurückgeführt werden kann. Gegenseitige Stimmungsübertragung war auch bei den nichtlokomotorischen Aktivitäten Nahrungsaufnahme, Sichputzen und gegenseitige soziale Körperpflege zu beobachten. Daneben sind für diese Verhaltensweisen Beziehungen zu Zeiten hoher bzw. niedriger lokomotorischer Aktivität aufzeigbar.

## Danksagung

Frau M. Doench danken wir für das Schreiben das Manuskriptes, Frau D. Mueller, den Herren B. Kessel, F. Hahn und W. Tiegel für technische Hilfe. Besonderer Dank gilt unseren Tierpflegern Frau E. Lorenz und Herrn F. Kotzur.

## Literatur

Christen, A. (1974): Fortpflanzungsbiologie und Verhalten bei *Cebuella pygmaea* und *Tamarin tamarin* (Primates, Platyrrhina, Callithricidae). Z. Tierpsychol. Beiheft **14**, 1–78.

Dawson, G. A. (1976): Behavioral ecology of the Panamanian Tamarin, *Saguinus oedipus* (Callitrichidae, Primates). Michigan State University, Ph. D., Zoology.

Hampton, J. K.; Hampton, S. H.; Landwehr, B. T. (1966): Observations on a successful breeding colony of the marmoset *Oedipomidas oedipus*. Folia primat. **4**, 265–287.

Hladik, A.; Hladik, C. M. (1969): Rapports trophiques entre végétacion et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). Terre et Vie **1**, 25–117.

Moynihan, M. (1970): Some behavior patterns of Platyrrhine monkeys. II. *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. Smith. Zool. **28**, 1–77.

Welker, C. (1977): Zur Aktivitätsrhythmik von *Galago crassicadatus* E. Geoffroy, 1812 (Prosimiae; Lorisiformes; Galagidae) in Gefangenschaft. Z. Säugetierkunde **42**, 65–78.

Welker, C.; Lührmann, B. (1979): Social behaviour in a family group of *Saguinus oedipus oedipus*. In: Biology and Behaviour of Marmosets, Proceedings of the marmoset workshop, Göttingen. Ed. by H. Rothe, H. J. Wolters and J. P. Hearn. pp. 247–254.

*Anschriften der Verfasser:* Dr. Christian Welker und Prof. Dr. Werner Meinel, Zoologie und vergleichende Anatomie, Universität Kassel, Heinrich-Plett-Str. 40, D-3500 Kassel

# Vergleichende Untersuchungen an Oberkiefermolarwurzeln von K-Inzucht- und Koloniezuchtratten

Von E. Matthies und C. Richter

*Aus dem Lehrstuhl für Industrietoxikologie (Leiter: Prof. Dr. sc. med. W. Ponsold) am Hygiene-Institut (Direktor: Prof. Dr. sc. med. K. Renker) der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg (DDR)*

*Eingang des Ms. 22. 3. 1979*

## Abstract

*Comparative investigation of molar roots in the upper jaw of K-inbred and outbred rats*

Compared and investigated were the molar roots in the upper jaw of 524 male and female rats of K-inbred strain and outbred stock (age 64–957 days). The heads of rats in inbred generations from F 7 to F 24 were collected randomly. The heads were macerated, the teeth extracted and evaluated microscopically. Results demonstrate increasing uniformity of the pattern of molar roots in K-inbred rats with descending generations. In outbred rats the tendency to variability of pattern is preserved. This result is remarkable because in general inbred animals are uniform only in characteristics breeding by selection.

## Einleitung

Forderungen nach standardisierten und definierten Versuchstieren werden immer dringlicher erhoben (Druckrey et al. 1956; Pasternak und Gryschek 1962; Heine 1965; Müller 1965; Matthies 1965; Pasternak 1967; Schwietzer 1970; Eichberg et al. 1971; Brock und von Kreybig 1964; Spiegel 1975). Im Zusammenhang mit Fragestellungen zur körpereigenen Krebsabwehr bauten wir einen neuen Ratteninzuchtstamm auf. Mehrere Rattenpärchen unseres hauseigenen Albino-Koloniezuchtstammes wurden zusammengesetzt. Die Tiere hatten zwei bis drei Tumortransplantationen mit Jensen-Sarkom oder Walker-Tumor überlebt (Matthies und Peters 1963). Die Bezeichnung dieser Paare erfolgte mit Hilfe der Buchstaben A bis Z. Der hier verwendete Inzuchtstamm leitet sich von dem Elternpaar „K“ ab. Nach Mitteilung von Sabourdy (1966) wurde der Buchstabe „K“ zur Kennzeichnung von Ratteninzuchtstämmen noch nicht verwendet. Deshalb wurde die Bezeichnung K-Inzuchtstamm beibehalten und dieser Stamm mit dem Symbol „K“ von Festing (1978) in den Index internationaler Labortierstämme eingegliedert. Die Nachkommen des „K“-Elternpaares sind intolerant gegenüber herkömmlichen Impftumoren (Matthies und Pfordte 1961; Matthies 1963; Pfordte und Matthies 1966; Ponsold et al. 1972; Matthies et al. 1973; Matthies und Ponsold 1973).

In den vorliegenden Untersuchungen wird der Frage nachgegangen, ob mit ansteigender Generationsfolge der K-Inzuchtratten Uniformität an Variationsbildern der Oberkiefermolarwurzeln erkennbar wird. Als Arbeitshypothese legen wir zugrunde, daß mit fortschreitender Inzucht die Varianten geringer werden und ein bestimmtes Wurzelmuster bevorzugt ausgebildet wird. Gelingt es, Uniformität der Molarwurzeln nachzuweisen, so könnte das als ein phänotypisches Merkmal für Inzuchttiere herangezogen werden und darüber hinaus als weiteres spezifisches Charakteristikum für den K-Inzuchtstamm gelten (Matthies et al. 1978; Richter 1978).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4501-0045 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 45–53
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

## Material und Methodik

524 Rattenschädel von männlichen und weiblichen Inzucht- und Koloniezuchttieren im Alter von 61 bis 957 Tagen wurden ausgewertet. Wir entnahmen stichprobeartig Tiere aus den Inzucht-Generationen F 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 18, 20, 22 und 24. Als Vergleich dienten Tiere unseres Albinostammes, der kontinuierlich seit 1948 im Pharmakologischen Institut und seit 1968 am Lehrstuhl für Industrietoxikologie als Koloniezucht (geschlossene Zucht) gehalten wird. Diese Tiere stammen von Wistarratten aus der Zucht von Druckrey et al. (1956) ab. Der K-Inzuchtstamm wurde aus diesem Koloniezuchtstamm selektiert und seit 1958 in Bruder x Schwester-Paarung gehalten (z. Z. 46. Generation). Paarung erfolgt permanent monogam.

Koloniezucht- und Inzuchtratten werden unter gleichen Umweltbedingungen gehalten. Gefüttert werden Pellets „K 19“ (VEG Mischfutterwerk, Berlin-Altglienicke). Leitungswasser aus Trinkflaschen. Seit 1968 erfolgt Aufzucht und Haltung in Plasteschalen mit Drahtaufsätzen (bis dahin in Holzkisten). Die Koloniezucht wird intermittierend-polygam durch Paarung von 8 Weibchen mit 2 Männchen durchgeführt. Gravide Weibchen kommen zum Werfen in Einzelkäfige. Koloniezuchtratten aus dem Jahr 1964 (Lebenszeit von F 9 bis 11) und Tiere von 1968 bis 1971 (Lebenszeit der 20. bis 24. Inzuchtgeneration) vergleichen wir mit K-Inzuchttieren. Ergänzend berücksichtigen wir die Untersuchungsergebnisse von Herold (1960), welche an unseren Koloniezuchtratten gewonnen wurden, die wir 1959 zur Verfügung stellten. In der Veröffentlichung von Herold (1960) wurden diese Tiere irrtümlich als Inzuchtratten bezeichnet. Die untersuchten Ratten wurden seit 1948 ebenfalls in Koloniezucht gehalten.

Die Präparation der Schädel erfolgt nach einer modifizierten, bei Piechocki (1967) beschriebenen Methode.

Statistische Berechnungen nehmen wir nach dem „t-Test“ sowie durch Prüfen einer Hypothese über die Differenz zwischen zwei Häufigkeiten vor (Weber 1967). Als statistisch gesichert werden die Ergebnisse angesehen, wenn $\alpha \leqq 5\%$ ist.

Von Herold (1960) liegen schematische Darstellungen der Alveolenbilder vor. Bei Einordnung unseres Untersuchungsgutes richten wir uns nach diesem Muster. Variationen bezeichnet Herold (1960) mit den Buchstaben a bis v für die Molaren $m^1$, $m^2$ und $m^3$ der rechten Maxilla. Neue, von uns gefundene Wurzel- bzw. Alveolenbilder kennzeichnen wir mit Ziffern von 1 bis 37.

## Ergebnisse

Das „normale“ (d. h. am häufigsten gefundene) Alveolen-Wurzelbild der Oberkiefermolaren für wildlebende Ratten der Art *Rattus norvegicus* (Berkenhout) wird von Donaldson (1924); Mohr (1957); Hagemann (1960); Herold (1960) sowie von zahlreichen anderen Untersuchern beschrieben.

Da sich alle im Labor gebräuchlichen Zuchtstämme von dieser Wildform ableiten (Hagemann 1960; Spiegel 1975), sehen wir die Alveolen-Wurzelbilder a, h, o als Standardtypen an und bezeichnen davon abweichende Formen als Varianten (im Text = V.).

$m^1$ hat 5 Wurzeln. Im Oberkiefer befindet sich die entsprechende Anzahl Alveolen. Die anteriore Wurzel ist am stärksten entwickelt. Es folgen zwei buccale und 2 palatinale dünnere Wurzeln. Dabei hat die mesiale buccale Wurzel den geringsten Durchmesser. Diese Form wird mit Symbol a bezeichnet.

$m^2$ weist 2 buccale und 2 palatinale Wurzeln von fast gleicher Stärke auf. Die zugehörigen Alveolen bilden nahezu die Eckpunkte eines Quadrates (gekennzeichnet mit h).

$m^3$ hat normalerweise 3 Wurzeln: eine buccale neben einer palatinal gelegenen mit etwa gleichem Durchmesser und eine posteriore etwas stärker entwickelte. Die zugehörenden Alveolen bilden etwa die Eckpunkte eines Dreiecks (Symbol o) (Abb. 1).

In Tabelle 1 sind die Molarwurzelmuster von $m^1$ (Abb. 2) zusammengestellt (In der Kopfspalte sind auch Alveolenmuster aufgenommen, die wir an der linken Maxilla feststellen. In dieser Arbeit wird darauf nicht eingegangen). In der Tabelle werden Prozentwerte angegeben (auch für $m^2$ und $m^3$).

Schema a ist am häufigsten nachzuweisen. Bei steigenden Generationen läßt sich regelmäßige Zu- bzw. Abnahme dieses Variationsbildes nicht erkennen. Schema a tritt z. B. in F 7 mit einer Häufigkeit von 95,8% auf und liegt in der 24. Generation bei 96,2% vor. Dazwi-

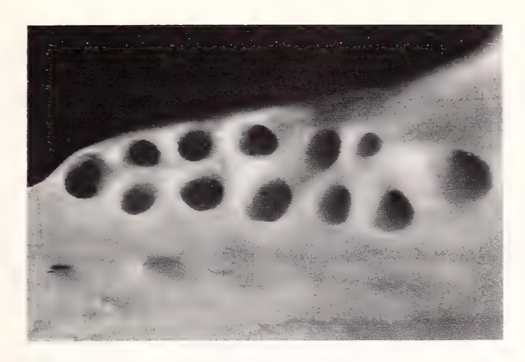


*Abb. 1.* Normale Alveolenmuster der Molarwurzeln im rechten Oberkiefer einer 390 Tage alten männlichen Ratte der 16. Inzuchtgeneration

schenliegende Generationen zeigen irreguläre Werte (statistisch nicht gesichert). Statistisch gesichert sind die Differenzen der Generation F 7, 9, 11, 16, 20, 22 und 24 gegen Koloniezucht von 1968. Bei diesen Ratten wurde Bild a bei 75,3% festgestellt. Gegen die Koloniezucht von 1964 unterscheidet sich der Wert von F 20 und F 24 signifikant. Abweichungen von V. a gehen hauptsächlich zugunsten der Bilder 3 und 4. Bild 3 weicht vom Normalbild a durch Verschmelzung der anterioren Wurzel mit der vorderen palatinalen Wurzel ab. V. 3 wird in den Generationen 8, 9, 10 und 11 in wenigen Fällen festgestellt. In späteren Generationen sowie bei Koloniezuchtratten wird V. 3 nicht gefunden. V. 4 finden wir in den Generationen 7, 10, 18, 20 und 24 nur vereinzelt. In F 14 ist V. 4 mit 11,1% relativ häufig. Gegen

*Tabelle 1*

**Beobachtete Varianten der Molarwurzelmuster des m¹ bei K-Inzucht- und Koloniezuchtratten**

(Prozentwerte)

| m₁ rechts | | Molarwurzelmuster | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Generation | n | a | b | c | d | e | f | g | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| Inzucht F 7 | 24 | 95,8 | | | | | | | | | | 4,2 | | | | | | | | | | |
| „ 8 | 38 | 86,8 | 2,6 | | | | | | | | 10,5 | | | | | | | | | | | |
| „ 9 | 55 | 90,9 | 1,8 | | | | | | | | 3,6 | | | | 3,6 | | | | | | | |
| „ 10 | 52 | 90,4 | | | | | | | | | 5,8 | 1,9 | | | | | 1,9 | | | | | |
| „ 11 | 63 | 90,5 | | | | | | | | | 4,8 | | | | 4,8 | | | | | | | |
| „ 12+13 | 8 | 100,0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| „ 14 | 27 | 88,9 | | | | | | | | | | 11,1 | | | | | | | | | | |
| „ 16 | 25 | 100,0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| „ 18 | 25 | 88,0 | 4,0 | | | | | | | | | 4,0 | | | | | | 4,0 | | | | |
| „ 20 | 30 | 96,7 | | | | | | | | | | 3,3 | | | | | | | | | | |
| „ 22 | 11 | 100,0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| „ 24 | 26 | 96,2 | | | | | | | | | | 3,8 | | | | | | | | | | |
| Koloniez. 1960 | 300 | 93,4 | | | | 6,3 | 0,3 | | | | | | | | | | | | | | | |
| „ 1964 | 55 | 83,6 | | | | 5,5 | | | 1,8 | 1,8 | | 3,6 | 3,6 | | | | | | | | | |
| „ 1968 | 85 | 75,3 | | | | | | | 2,3 | | | 12,9 | 7,1 | | | | | | | 1,2 | | 1,2 |

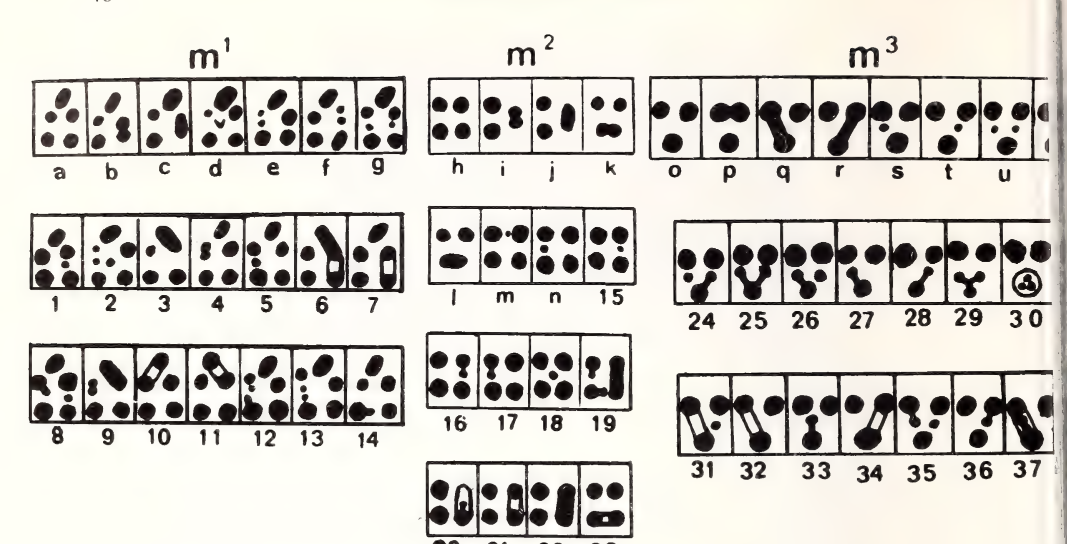



*Abb.2. (links).* Schematische Darstellung der beobachteten Molarwurzelmuster in der rechten Maxilla des 1. Molaren ($m^1$). – *Abb.3 (Mitte).* Schematische Darstellung der beobachteten Molarwurzelmuster in der rechten Maxilla des 2. Molaren ($m^2$). – *Abb.4 (rechts).* Schematische Darstellung der beobachteten Molarwurzelmuster in der rechten Maxilla des 3. Molaren ($m^3$)

*Tabelle 2*

**Beobachtete Varianten der Molarwurzelmuster des $m^2$ bei K-Inzucht- und Koloniezuchtratten**

(Prozentwerte)

| $m_2$ rechts | | Molarwurzelmuster | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Generation | n | h | i | j | k | l | m | n | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 |
| Inzucht $F_7$ | 24 | 83,3 | | | | | | | | | | | | | 12,5 | 4,2 | |
| " 8 | 38 | 84,2 | | | | | | | | | | | | | 2,6 | 10,5 | 2,6 |
| " 9 | 55 | 81,8 | | | | | | | | | | | | | 12,7 | 5,5 | |
| " 10 | 52 | 88,5 | | | | | | | | | | | | | 9,6 | 1,9 | |
| " 11 | 63 | 85,7 | | | | | | | | | | 1,6 | | | 6,3 | 6,3 | |
| " 12+13 | 8 | 87,5 | | | | | | | | | | | | | 12,5 | | |
| " 14 | 27 | 100,0 | | | | | | | | | | | | | | | |
| " 16 | 25 | 96,0 | | | | | | | | | | | | | | 4,0 | |
| " 18 | 25 | 92,0 | | | | | | | | | | | | | 8,0 | | |
| " 20 | 30 | 96,7 | | | | | | | | | | | | | 3,3 | | |
| " 22 | 11 | 90,9 | | | | | | | | | | | | | 9,1 | | |
| " 24 | 26 | 96,2 | | | | | | | | | | | | | 3,8 | | |
| Koloniez. 1960 | 300 | 95,0 | 0,3 | | 0,7 | | | 4,0 | | | | | | | | | |
| " 1964 | 55 | 80,0 | | | | | | 14,5 | 3,6 | 1,8 | | | | | | | |
| " 1968 | 85 | 93,0 | | | | | | 5,9 | 1,2 | | | | | | | | |

die Kontrollen 1964 und 1968 sind die Differenzen von V. 4 statistisch nicht gesichert. Herold (1960) findet V. 3 und 4 nicht. V. b, 7, 9 und 10 sind in unserem Material selten. Ab F 18 treten diese Formen nicht mehr auf. V. e findet sich bei unserer Koloniezucht 1964 bei 5,5%. Bild f fehlt. V. 1, 2, 5, 12 und 14 kommen nur selten bei Koloniezucht 1964 und 1968 vor. Bei K-Ratten treten diese Bilder nicht auf.

Molarwurzelmuster von $m^2$ (Abb. 3) sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Vorherrschend tritt bei diesem Zahn der Grundtyp h auf. Das trifft für Koloniezucht von 1964 und 1968 ebenso zu, wie für Inzucht- und Koloniezuchtratten von 1960. Innerhalb der Inzuchtgenerationen kommt es bis zur F 14 zu einem Anstieg von V. h auf 100%. Die Werte der vorangegangenen Generationen sind signifikant niedriger. In den Generationen F 16 bis F 24 liegt dieses Alveolenbild der Molarwurzeln immer mit einer Häufigkeit über 90% vor. Signifikant erhöht sind die Werte von F 16 zu F 9, F 20 zu F 7, 8 und 9 sowie von F 24 zu F 7, 8 und 9. Auch der Wert von 1960 ist gegenüber F 7, 8 und 9 signifikant erhöht. Die Koloniezucht von 1964 verhält sich unregelmäßig gegenüber der Inzucht: außerhalb des Zufallsbereichs ist der Wert von V. h gegen F 14, 16 und 24 erniedrigt; gegen F 18 und F 20 jedoch erhöht. Signifikante Unterschiede zwischen unseren Koloniezuchtratten von 1968 und Inzuchttieren finden wir nicht.

V. 21 und 22 können wir nur bei Inzuchttieren feststellen. In den einzelnen Generationen treten diese Formen irregulär auf. V. 22 wird noch einmal in F 16 gefunden und fehlt dann. V. 21 liegt in F 24 nur noch einmal vor. V. 18 und 23 sehen wir selten in F 8 und F 11. Von V. i, k und n kommt letztere mit 14,5% relativ häufig bei unserer Koloniezucht 1964 vor; V. 15 und 16 nur selten. Form n und 15 treten 1968 5- bzw. einmal unter 85 Schädeln auf.

Tabelle 3 enthält die Werte des 3. Molaren (Abb. 4). Es ist evident, daß dieser Zahn eine stark ausgeprägte Plastizität der Wurzelvarianten besitzt. Das trifft für Inzucht- und Kolo-

*Tabelle 3*

**Beobachtete Varianten der Molarwurzelmuster des $m^3$ bei K-Inzucht- und Koloniezuchtratten**

(Prozentwerte)

| $m_3$ rechts | | Molarwurzelmuster | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Generation | n | o | p | q | r | s | t | u | v | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 |
| Inzucht $F_7$ | 24 | 25 | | | | | 45,8 | 4,2 | | 4,2 | 4,2 | 4,2 | 8,3 | | | | | 4,2 | | | | | |
| " 8 | 38 | 36,8 | | | | 2,6 | 31,6 | 2,6 | | 2,6 | 2,6 | 2,6 | 5,3 | | | | 5,3 | 7,9 | | | | | |
| " 9 | 55 | 18,2 | | | | 1,8 | 21,8 | 3,6 | | | | 5,5 | 7,3 | 3,6 | | | 10,9 | 27,3 | | | | | |
| " 10 | 52 | 7,7 | | | | | 61,5 | | | | | | 5,8 | 1,9 | | | 9,6 | 13,5 | | | | | |
| " 11 | 63 | 9,5 | | | | | 60,3 | 4,8 | | | | | 1,6 | | | | 15,9 | 6,3 | | | 1,6 | | |
| " 12+13 | 8 | 12,5 | | | | | 87,5 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| " 14 | 27 | 11,1 | | | | 3,7 | 59,3 | 3,7 | | | | | | | | | 18,5 | 3,7 | | | | | |
| " 16 | 25 | 4,0 | | | | | 72,0 | | | | | 8,0 | | | | | | 12,0 | | | | 4,0 | |
| " 18 | 25 | 4,0 | | | | | 76,0 | 8,0 | | | | | | | | | 12,0 | | | | | | |
| " 20 | 30 | | | | | | 66,6 | | | | | | | 3,3 | | | 10,0 | | | | 20,0 | | |
| " 22 | 11 | 36,4 | | | | | 63,6 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| " 24 | 26 | 11,5 | | | | | 73,1 | 3,8 | | | | | | 3,8 | | | | 3,8 | | | 3,8 | | |
| Koloniez. 1960 | 300 | 17,6 | | | | 7,0 | 49,7 | 25,7 | | | | | | | | | | | | | | | |
| " 1964 | 55 | 7,3 | | | | | 27,3 | 50,9 | | 3,6 | 1,8 | 7,3 | | | | 1,8 | | | | | | | |
| " 1968 | 85 | 8,2 | | | | 2,3 | 53,0 | 15,3 | | 4,7 | | 4,7 | | 5,9 | 1,2 | | 1,2 | | 3,5 | | | | |



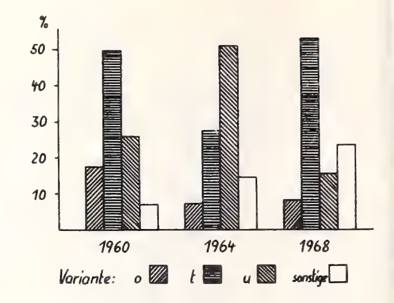




*Abb.5 (links).* Prozentuale Häufigkeit der Varianten t (———), o (– – – – – –) und so (– · – · – · – ·) von $m^3$ in den Inzuchtgenerationen F 7 bis 24. –*Abb.6 (rechts).* Prozentuale Häufigkeit der Varianten o, t, u und so, von $m^3$ in den Jahren 1960, 1964 und 1968 bei Koloniezuchtratten

niezuchttiere zu. Reguläres Verhalten von V. o ist bei zunehmender Inzucht aus den Tabellenwerten zunächst nicht deutlich. Z. B. liegt diese Form in F 8 bei 36,8% vor. In F 20 fehlt V. o und wird aber in F 22 wieder bei 36,4% festgestellt.

Die Werte aus Tabelle 3 werden durch graphische Darstellung übersichtlich. Selten vorkommende Varianten fassen wir als „Sonstige" (s.o.) zusammen. Ausgewertet wird das prozentuale Auftreten von V. o, t und so. in den Generationen F 7 bis F 24 (Abb. 5).

Bis zur 9. Generation überschneiden sich die Kurven irregulär. Ab F 10 wird der Kurvenverlauf etwa spiegelbildlich: V. t nimmt deutlich zu, während o und so. seltener auftreten. In der 24. Generation werden 15% so. und 12% o gefunden. Bild t liegt hier mit 73% statistisch gesichert über o und so. Ab F 10 liegt V. t mit statistischer Sicherheit weit über den Kurven von o und so. (F 12, 13 und 22 werden wegen zu geringer Tierzahl vernachlässigt.).

In Abb. 6 haben wir die Variationstypen o, t, u und so. von 1960 und der Koloniezucht aus den Jahren 1964 und 1968 gegenübergestellt. V. o findet Herold (1960) bei 17,6%. In unserem Material tritt dieser Typ 1964 nur noch mit 7,3% und 1968 bei 8,2% auf. Unsere Werte sind gegen 1960 signifikant niedriger.

V. t kommt 1960 mit 49,7%, 1964 bei 27,3% und 1968 zu 53,0% vor. Dabei liegt der Wert von 1964 signifikant unter 1960 und 1968.

V. u wird 1960 mit 25,7% ermittelt. 1964 stellen wir bei 50,9% diesen Typ fest und 1968 mit 15,3%. Die Differenzen aller drei Werte sind untereinander signifikant.

„Sonstige" Variationsbilder treten 1960 bei 7,0%, 1964 mit 14,5% und 1968 bei 23,5% auf. Statistisch gesichert ist die Zunahme der sporadisch auftretenden Varianten (so.) von 1960 zu 1964 und 1968. Der Anstieg von 1964 zu 1968 liegt im Zufallsbereich.

## Diskussion

Durch vorliegende Untersuchungen gelingt es, die ursprüngliche Arbeitshypothese zu bestätigen: fortschreitende Inzucht hat Uniformität der Variationsbilder an den Oberkiefer-Molarwurzeln der Ratten des „K-Stammes" zur Folge. Im einzelnen sollen nachstehende evidente Befunde besprochen und mit analogen Ergebnissen verglichen werden.

$m^1$ hat von F 7 bis zur F 18 noch 6 vom Normalbild a abweichende Varianten (b, 3, 4, 7, 9 und 10). In F 20 wird neben V. a bei 30 Schädeln einmal V 4 (3,3%) gefunden. In F 22 treten keine Varianten auf und in F 24 wird V. 4 einmal (3,8%) bei 26 Schädeln beobachtet. Koloniezucht aus dem Zeitraum 1959 bis 1971 zeigt insgesamt, neben Bild a, 8 Varianten. 1960 kommt V. e und f vor; in unserem Material 1964 V. e, 1, 2, 4 und 5 sowie 1968 bis 1971 V. 1, 4, 5, 12 und 14. Ab 20. Inzuchtgeneration ist bis auf zwei Vorkommen von V. 4 weitgehende Uniformität eingetreten.

V. a und 4 sind morphologisch sehr ähnlich. Die vordere buccale Wurzel ist an der palatinalen und buccalen Seite lediglich abgeflacht und bis zur Wurzelspitze gefurcht. Bei Koloniezuchtratten bleibt die Eigenschaft zur Variantenbildung der Molarwurzeln erhalten.

$m^2$ weist drei vom Normalbild h abweichende Varianten auf. Vorwiegend V. 21 und V. 22; in ihrer Gestaltung dem Grundtyp h sehr ähnlich. Man könnte zu der Auffassung kommen, daß V. 21 und V. 22 zum Typ h überleiten und sich phylogenetisch im Status nascendi befinden. Beide palatinalen Wurzeln sind bei V. 22 vollständig bis zur Wurzelspitze verschmolzen (Abb. 7 und 8). Bei V. 21 ist die Verschmelzung unvollständig und beschränkt sich auf den Bereich unmittelbar unter der Zement-Schmelzgrenze. Das interradikuläre Knochenseptum der Maxilla reicht nicht bis in den apikalen Wurzelbereich (In unseren Schemata der Abbildungen 2 bis 4 sind unvollständige Wurzelverschmelzungen durch Verbindungslinien dargestellt). Aus Tabelle 2 geht hervor, daß Inzuchttiere bereits ab 7. Generation andere Varianten bilden als Koloniezuchttiere. Während in der Koloniezucht insgesamt fünf vom Normalbild h abweichende Formen auftreten (V. i, k, n, 15 und 16) sind es bei Inzucht bis F 11 vier (V. 18, 21, 22 und 23). Ab Generation 12 finden wir nur noch eine von V. h unterschiedliche Form; in F 16 noch einmal V. 22; dann tritt bis zur 24. Generation relativ selten Typ 21 auf.

Bei Koloniezucht bleibt, wie bereits bei $m^1$ und $m^2$ nachgewiesen wird, die Fähigkeit Varianten zu bilden erhalten. Dagegen führt Inzucht zu einer ausgeprägten Uniformität. Die Veranlagung Varianten zu bilden, ist am intensivsten beim $m^3$ ausgeprägt. Die Plastizität von $m^3$ wird auch bei K-Inzuchtratten deutlich. Ermittelt werden insgesamt 13 verschiedene Variationsmuster, die sich in unterschiedlicher Anzahl über die Generationen 7 bis 24 verteilen. Bei Koloniezucht finden sich 1960 vier, 1964 sieben und 1968 bis 1971 zehn Varianten. Eindeutig ist, daß mit fortschreitender Inzucht vorwiegend V. t zú beobachten ist (vgl. Abb. 5).

Bei wilden Wanderratten aus Deutschland wird das Normalbild: „Dreiwurzligkeit“ bei 77,3% gefunden und bei einem drei Jahre in Zucht gehaltenen Stamm Berliner Wildratten (BECKER 1952) wurde V. o bei 83,3% festgestellt (HEROLD 1960). Bei unserem Material kommt V. o wesentlich seltener vor. HEROLD (1960) weist daraufhin, daß normale Dreiwurzeligkeit bei unseren Koloniezuchtratten auf 17,6% Häufigkeit herabgesetzt wird. Ein im Institut für Tierernährung der Humboldt-Universität Berlin sieben Jahre lang in Inzucht gehaltener Stamm, steht mit einer Häufigkeit von 69,3% für V. o, den für wilde Ratten gefundenen Werte sehr nahe.

Wenn die häufigste Variante als „Normalbild“ angesehen werden soll, dann ist bei unserer Inzucht V. t als Norm herausgebildet (Abb. 9).



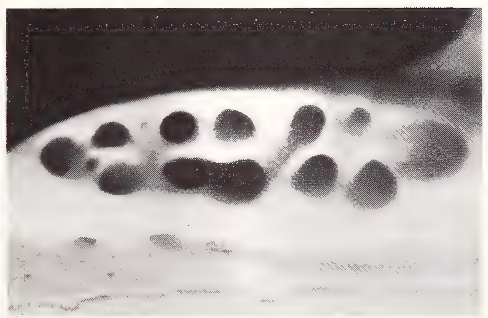




*Abb.7 (links).* $m^2$ einer 61 Tage alten männlichen Ratte der 11. Inzuchtgeneration. Vollständige Verschmelzung der palatinalen Wurzeln (V. 22). – *Abb.8 (Mitte).* Alveolenbilder der Molarenwurzeln im rechten Oberkiefer des gleichen Tieres wie Abb. 2. $m^1$ = V. a; $m^2$ = V. 22; $m^3$ = V. 31. – *Abb.9 (rechts).* Variante t des $m^3$ einer 92 Tage alten weiblichen Ratte der 20. Inzuchtgeneration

V. t unterscheidet sich von V. o (Dreiwurzligkeit; vgl. Abb. 1 und 8) durch Bildung einer dünneren Zusatzwurzel zwischen der anterioren palatinalen und posterioren Wurzel.

Auf Einzelheiten über mögliche genetische Zusammenhänge bei der Herausbildung von Varianten an Oberkiefermolarwurzeln wird an anderer Stelle eingegangen (Richter 1978).

Obwohl heute die Ansicht vertreten wird, daß Homozygotie, d.h. Erbgleichheit, keineswegs auch phänotypische Uniformität hervorruft (Spiegel 1975), können wir am Beispiel von Oberkiefermolarwurzeln bei steigender Inzucht von K-Ratten ein Abnehmen der zahlreichen Variationsmuster besonders für $m^1$ und $m^2$ feststellen. Aber auch $m^3$, der nach Herold (1960) den stärksten erblichen Änderungen ausgesetzt zu sein scheint, werden die Variationsbilder einheitlicher. Bei K-Inzuchtratten wird vorzugsweise V. t entwickelt.

Völlige Einheitlichkeit der Alveolen bzw. Wurzelmuster kann nicht erwartet werden. Bei Inzucht erhöht sich der Homozygotiegrad zunächst rasch, dann allmählich langsamer. In der 20. Generation erreicht er statistisch den Wert von 98,6% der ursprünglichen heteozygoten Genpaare (Russel 1956). Isozytogie (100%ige Homozygotie) wird jedoch nie erreicht (Rieger und Michaelis 1958).

In der Regel sollen sich Inzuchttiere nur in solchen Merkmalen gleichen, auf die sie durch Selektion ingezüchtet sind (Hagemann 1960). Für unsere Ergebnisse ist daher bemerkenswert, daß die Inzuchtratten ein nahezu einheitliches Molarwurzel- respektive Alveolenbild aufweisen, ohne daß eine selektionsierte Züchtung auf dieses Merkmal erfolgt.

## Zusammenfassung

Bei 524 männlichen und weiblichen K-Inzucht- und Koloniezuchtratten wird die Variabilität der Oberkiefer-Molarwurzeln verglichen. Es wird nachgewiesen, daß mit ansteigender Generationsfolge bei Ratten des K-Inzuchtstammes eine weitgehende Uniformität der Variationsbilder vorliegt. Bei Koloniezuchtratten bleibt die Tendenz zur Variantenbildung erhalten.

## Literatur

Becker, K. (1952): Die Hausratte (*Rattus rattus* L.) in Berlin und im Fläming. Zool. Anz. **148**, 259–269.
Brock, N.; Kreybig, Th. von (1964): Experimenteller Beitrag zur Prüfung von Arzneimitteln an der Laboratoriumsratte. Arch. exper. Pathol. u. Pharmakol. **249**, 117–145.
Donaldson, H. H. (1924): The rat: data and reference tables. 2. Ed., Wistar Institute Memoir No. 6. Philadelphia.
Druckrey, H.; Dannenberg, P.; Dischler, W. (1956): Reinzucht der Rattenstämme BD I, BD III, BD IV und Wistar II. Die Naturwissenschaften **43**, 166.
Eichberg, J.; Juhr, N. C. (1971): Leistungskontrolle einer Ratten- und Mäusezucht. Z. Versuchstierkd. **13**, 93–97.
Festing, M. F. W. (1978): Inbred strains of rats – Rat News Letter No. 3, 13–60.
Hagemann, E.; Hagemann, G. (1960): Ratte und Maus. Berlin: Walter de Gruyter & Co.
Heine, W. (1962): Beitrag zur übersichtlichen Registrierung und Markierung von Inzuchtlinien der kleinen Laboratoriumstiere. Z. Versuchstierkd. **1**, 160–169.
— (1965): Bedeutung der Standardisierung in der Versuchstierhaltung. Z. Versuchstierkd. **7**, 100–106.
Heinecke, H.; Otto, D. (1974): Übersicht über die in Betrieben, Instituten und Einrichtungen der DDR gehaltenen Versuchstiere. Berlin: Biolog. Gesellschaft der DDR.
Herold, W. (1965): Über die Wurzeln der Oberkiefer-Molaren bei *Rattus norvegicus* (Berkenhout) und *Rattus rattus* (L). Z. Säugetierkunde **25**, 15–23.
Matthies, H. (1965): Aktuelle Probleme unseres wissenschaftlichen Lebens. Humanitas **22**, 1–11.
Matthies, E. (1966): Transplantationsversuche mit verschiedenen Impfgeschwülsten auf einer gegen Impftumoren resistenten Ratteninzuchtlinie. Z. Versuchstierkd. **8**, 372–381.
— (1977): Announcement of a new inbred strain: „K". Rat News Letter, No. 1, 37.
— (1977): Strains/stocks/mutants held; strain „K". Rat News Letter No. 2, 23.
Matthies, E.; Peters, J. E. (1963): Transplantationsversuche mit Impfgeschwülsten auf gegen Walker-Tumoren und Jensen-Sarkom resistenten Rattenstämmen. Die Naturwissenschaften **50**, 98–99.
Matthies, E.; Pfordte, K. (1961): Papierelektrophoretische Blutserumuntersuchungen an gegen Walker-Carcinom resistenten Ratten. Die Naturwissenschaften **48**, 433.
Matthies, E.; Grimm, I.; Ponsold, W. (1978): Vergleichende Untersuchungen über die Lebensdauer von K-Inzucht- und Koloniezuchtratten. Z. ges. Hyg. **24**, 537–539.
Matthies, E.; Pfordte, K.; Ponsold, W. (1973): Einfluß von Hefezellwandpolysaccharid Zymosan

auf die Überlebensrate von Ratten mit syngen transplantierten Benzpyrentumoren. Arch. Geschwulstforsch. **41**, 110–113.
MATTHIES, E.; PONSOLD, W. (1973): Zur Übertragung der Resistenz gegen Impftumoren bei Ratten. Z. Krebsforschung. **80**, 27–30.
MOHR, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands. Jena: Verlag Gustav Fischer.
MÜLLER, G. (1965): Wege zur Verbesserung der Qualität der Versuchstiere. Dt. Gesundh.-Wesen **20**, 1940–1948.
PASTERNAK, G. (1967): Die Bedeutung des Histokompatibilitäts-Systems für die experimentelle Krebsforschung. Z. Versuchstierkd. **9**, 114–123.
PASTERNAK, G.; GRYSCHEK, G. (1962): Eine Methode zur Haltung und Führung von Mäuseinzuchtlinien. Z. Versuchstierkd. **1**, 184–194.
PFORDTE, K.; MATTHIES, E. (1966): Tumorresistenz und Properdinspiegel. Die Naturwissenschaften **53**, 135.
PIECHOCKI, R. (1967): Makroskopische Präparationstechnik I. Jena: Akad. Verlagsgesellschaft Geest und Portig.
PONSOLD, W.; MATTHIES, E.; PFORDTE, K. (1972): Zum Problem der Tumorresistenz bei Ratten. Isdatelstwo „Medizina" Moskau 152–155.
RICHTER, C. (1978): Untersuchungen über Merkmale des K-Ratteninzuchtstammes unter besonderer Berücksichtigung der Oberkieferalveolen. Halle (Saale), Med. Prom. A.
RIEGER, R.; MICHAELIS, A. (1958): Genetisches und cytogenetisches Wörterbuch, Berlin: Springer-Verlag.
RUSSEL, W. L. (1956): Inbred and hybrid animals and their value in research. In: Biology of the Laboratory Mouse. Ed. by G. D. SNELL. New York: Dover.
SABOURDY, M. (1966): International Commitee on Laboratory Animals (Briefliche Mitteilung).
SCHWIETZER, H. (1972): Das fehlerhafte Versuchstier. Pharmazeut. Ind. **32**, 93–97.
SPIEGEL, A. (1975): Versuchstiere. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.
WEBER, E. (1967): Grundriß der biologischen Statistik. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.

*Anschrift der Verfasser:* Dr. EBERHARD MATTHIES und Dr. C. RICHTER, Lehrstuhl für Industrietoxikologie, Martin-Luther-Universität, DDR-402 Halle, Leninallee 4

## WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

# On a Dwarf Sperm Whale, Kogia simus (Owen, 1866), from the Sultanate of Oman

By M. D. GALLAGHER and P. J. H. VAN BREE

*Receipt of Ms. 12. 9. 1979*

On May 27, 1979, the first author of this note discovered the remains of a small odontocete below high water mark on the shelving sand beach near the entrance to the western creek of the Qurm mangrove swamp (Qurm Nature Reserve), near Muscat (23°37′ N, 57°58′ E), Sultanate of Oman. The specimen comprised the complete spinal column and tail, neatly cleaned of all flesh as if deliberately filleted, ribs in situ but devoid of any flesh, a large semi-detached mass of viscera, and a large bulbous mass, containing the skull but distended by the gases of decomposition. The remains rested on the sand, the head, partly macerated, was being attacked by crabs. The sex of the animal could not be determined.

The beach locality is not normally used by fishermen, but there are fishing boats which operate off shore from a few kilometres to the east and west. The odontocete may have been dealt with on shore, or it may have been flensed on board and the carcass thrown overboard to drift ashore. It was not possible to make any satisfactory measurements in view of the

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4501-0053 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 53–57
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7



*Fig. 1.* Dorsal and ventral view of the skull of *Kogia simus* ♂ ad., ZMA 14.765, from Jeffry's Bay, South Africa. Total length of specimen 254 cm.
(J. Zaagman – ZMA fecit)

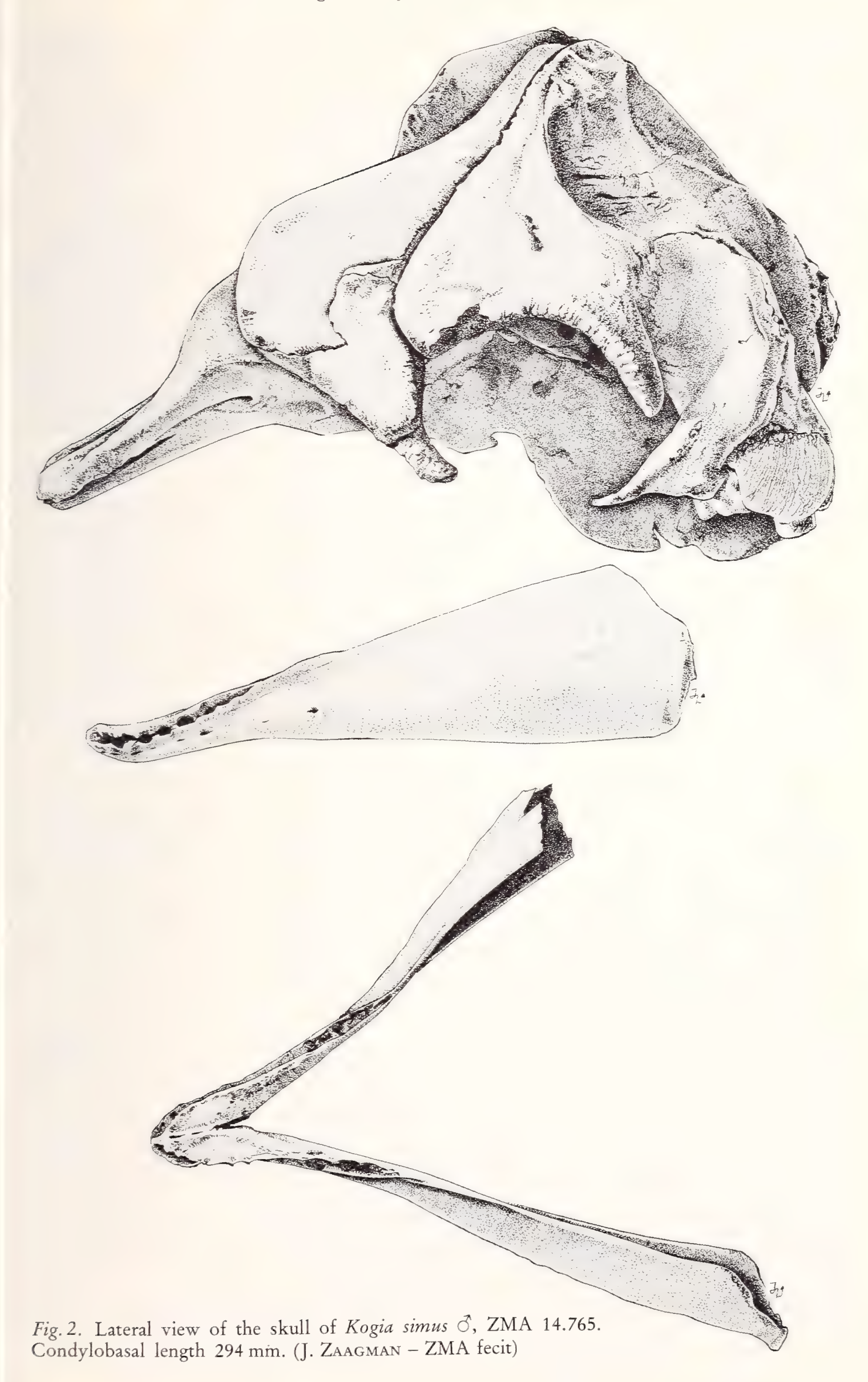


*Fig. 2.* Lateral view of the skull of *Kogia simus* ♂, ZMA 14.765. Condylobasal length 294 mm. (J. Zaagman – ZMA fecit)

condition of the animal and the fact that the backbone was curved, but its total length was estimated to be at least 7 feet (216 cm).

The almost complete skull was collected from the animal, as well as one scapula, the sternum, the hyoid bones, and one rib. The skull and single bones were cleaned and sent to the Amsterdam Zoological Museum where the second author identified the remains as belonging to a fullgrown Dwarf Sperm Whale, *Kogia simus* (Owen, 1866). The remains are now registered under number ZMA 20.712. As records of both species of the genus *Kogia* from the Indian Ocean are very rare, the find of a specimen of *K. simus* is worth reporting.

Of the skull the following measurements (in mm) were taken (the values between brackets are the measurements expressed as percentages of the total length of the skull). For the way the measurements were taken, we refer to Ross (1979). Total length of the skull 282 (100), rostrum length 110 (39.0), rostrum, basal width 131 (46.4), rostrum, width at its middle 91 (32.3), breadth across pre-orbital angles of supra-orbital processes 250 (88.6), breadth across post-orbital angles of supra-orbital processes 274 (97.2), zygomatic width 257 (91.1), height to vertex 207 (73.4), width of vertex 13 (4.6), width of supra-occipital at narrowest part between posterior margins of temporal fossae 179 (63.4), tip rostrum to left bony nares 121 (42.9), height to ventral border of foramen magnum 72 (25.5), length maxillary toothgroove – right – (-), length maxillary toothgroove – left 96 (34.0), width outer margins occipital condyles 88 (31.2), tip rostrum to hind margins pterygoids 152 (53.9), length of mandible 242 (85.8), number of mandibular alveoli 8 – 8 (the teeth could not be found in the rotting mass of flesh and bones), height mandible at coronoid 72 (25.5), length symphysis mandibles 40 (14.2), length lower tooth row – left 90 (31.9), and length lower tooth row – right 90 (31.9).

As stated already, only a few strandings or captures of animals of the genus *Kogia* are known from the Indian Ocean and adjacent waters. The holotype of *Kogia breviceps* (de Blainville, 1838), the Pygmy Sperm Whale, a skull, was collected at Cape of Good Hope in 1837. The next specimen, the holotype of *Kogia simus,* was found at Waltair (17°45′ N, 83°25′ E) near Vishakhapatnam, India, on 1-III-1853. Although Owen (1866) described his *simus* from Waltair clearly as a taxon different from *breviceps,* until Handley published his revision in 1966, *simus* was nevertheless considered a junior synonym of *breviceps.*

Bullen (1898) reported on five "short-headed cachalots" harpooned near the Aldabra Islands at about 1875; whether they were Pygmy Sperm Whales or Dwarf Sperm Whales is not known. The fact, however, that they yielded seven barrels of blubber each, points to the larger species *breviceps.* Sclater (1901) mentioned two specimens of *K. breviceps* stranded at Buffels Bay, Knysna (34°04′ S, 23°00′ E) in 1880, and at Green Point, Table Bay (34°04′ S, 18°24′ E) in 1899 (see also Ross 1979). On 8-III-1900, Weber (1923) found on the beach near the whaling village of Lamararap on the Indonesian island of Lomblen (08°31′ N, 123°29′ E) a skull without mandibles and a part of another skull of an odontocete, which he called *K. breviceps.* They are, however, specimens of *K. simus* (van Bree and Duguy 1967).

Pillay (1926) enumerated a gravid female of about 10 feet found at Trivandrum (08°41′ N, 76°57′ E), India, in February 1926; in view of its size (10 ft = 304.8 cm), the author is most probably correct in naming the animal *Kogia breviceps.* A young female Dwarf Sperm Whale was stranded in the neighbourhood of Leighton Beach, near Fremantle, the port of Perth (31°58′ S, 115°49′ E), Australia, on September 19, 1959 (Hale 1963). And Ross (1979) published a detailed and most useful study concerning 64 strandings (up to 1975) of Pygmy and Dwarf Sperm Whales on the coasts of South Africa from Saldanha Bay (33°00′ S, 17°56′ E) to East London (33°00′ S, 27°54′ E).

From the foregoing review it would appear that the two species are rare in the Indian Ocean, the coastal waters of South Africa excepted. But it is also conceivable that the lack of people interested in cetaceans, other than as sources of food, on the three sides of the Indian Ocean, is the real cause that so little is known. And perhaps also the lack of adequate literature one can use to identify stranded specimens might be a factor. It is outside the scope of this faunistic note to publish an identification key (for that we refer to Handley 1966), but to

facilitate the recognition of skulls of *Kogia simus* we hereby reproduce a series of drawings of a skull present in the Amsterdam collection.

Both authors of this note gratefully acknowledge the help received from the authorities of the Sultanate of Oman.

## References

BREE, P. J. H. VAN; DUGUY, R. (1967): Données craniométriques sur quatre spécimens de *Kogia breviceps* (de Blainville, 1838) (Mammalia, Cetacea) échoués sur les côtes d'Europe. Mammalia **31**, 639–644.

BULLEN, F. (1898/1961): The cruise of the Cachalot. London: John Murray.

ELLIOT, W. (1866): Note to memoir on the Indian Cetacea collected by Sir Walter Elliot. Trans. zool. Soc. London 6 171–174.

HALE, H. M. (1963): Young female Pigmy Sperm Whale (*Kogia breviceps*) from Western and South Australia. Rec. S. Austr. Mus. **14**, 561–577.

HANDLEY, CH. O. (1966): A synopsis of the genus *Kogia* (Pygmy Sperm Whales): 62–69. In: Whales, dolphins and porpoises. Ed. by NORRIS, K. S. Berkeley: Univ. California Press.

OWEN, R. (1866): On some Indian Cetacea collected by Walter Elliot, Esq. Trans. zool. Soc. London **6**, 17–47.

PILLAY, R. S. N. (1926): List of cetaceans taken in Travancore from 1902 to 1925. J. Bombay nat. Hist. Soc. **31**, 815–817.

ROSS, G. J. B. (1979): Records of pygmy and dwarf sperm whales, genus *Kogia*, from southern Africa, with biological notes and some comparisons. Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **14**, 259–327.

SCLATER, W. L. (1901): The Mammals of South Africa. 2 vols. London: R. H. PORTER.

WEBER, M. (1923): Die Cetaceen der Siboga-Expedition. Siboga Exp. Monogr. **58**, 1–38.

*Authors' addresses:* Major M. D. GALLAGHER, c/o Lloyd's Bank Ltd., 6 Pall Mall, London SW1Y 5NH, Great Britain; Dr P. J. H. VAN BREE, Institute of Taxonomic Zoology (Zoological Museum), Plantage Kerklaan 36, 1018 CZ Amsterdam, The Netherlands

# Observations on reproduction in Mus musculus L. in Rangoon[1]

By D. W. WALTON, R. E. KING, J. E. BROOKS and H. NAING

*Rodent Control Demonstration Unit, World Health Organization, Rangoon, Burma*

*Receipt of Ms. 1. 10. 1979*

In Rangoon, *Mus musculus* is of the commensal, dark bellied type within the *castaneus* group as defined by MARSHALL (1977). As part of the commensal small mammal fauna of Rangoon, it occurs with several other species: *Rattus exulans, R. rattus, R. norvegicus, Bandicota bengalensis, B. indica* and *Suncus murinus*. During a survey of urban small mammals in Rangoon specimens of this species were captured, primarily from houses, shops and grain storage warehouses. The survey was conducted by the Rodent Control Demonstration Unit of the World Health Organization in cooperation with the Ministry of Health, Burma.

Animals were captured in locally-made wooden live traps, wire mesh traps and by break-back traps. Generally the wooden live traps were too large to be effectively operated by the small mice, so the majority of captures were by means of the other two trap types. Whether alive or dead at capture, the mice

[1] The work of the Rodent Control Demonstration Unit is supported by grants from the Government of Denmark (DANIDA), the United Kingdom (Colombo Plan) and the Federal Republic of Germany to the World Health Organization, which is gratefully acknowledged.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4501-0057 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 57–60
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

*Table 1*

**Size/Weight distribution**

| HBL | No. of Males | Wt. ± 1 SD | No. of Females (non-preg.) | Wt. ± 1 SD |
|---|---|---|---|---|
| 45–49 | 0 | – | 1 | 8.0 |
| 50–54 | 3 | 6.7 ± 2.9 | 2 | 6.0 |
| 55–59 | 4 | 7.5 ± 1.0 | 6 | 7.2 ± 1.0 |
| 60–64 | 15 | 9.1 ± 1.4 | 12 | 8.6 ± 1.6 |
| 65–69 | 20 | 12.0 ± 2.4 | 14 | 11.3 + 2.9 |
| 70–74 | 39 | 14.7 ± 2.1 | 15 | 13.8 ± 1.7 |
| 75–79 | 18 | 15.6 ± 2.2 | 20 | 16.8 ± 2.2 |
| 80–84 | 13 | 18.2 ± 3.4 | 10 | 17.3 ± 2.9 |
| 85–89 | 3 | 15.7 ± 5.1 | 6 | 17.0 ± 2.8 |
| Totals | 115 | 13.6 ± 3.0 | 86 | 13.3 ± 3.7 |
| Sample x̄ = 71.1 ± 7.5 mm | | | Sample x̄ = 71.4 ± 9.1 mm | |

*Table 2*

**Pregnancy, litter size and lactation by head and body length**

| HBL | No. | Pregnancy No. | Pregnancy % | Litter size (x ± 1 SD) | No. Lactating only | Pregnancy Lactating only | Reprod. active % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 45–49 | 1 | 0 | – | – | – | – | – |
| 50–54 | 2 | 0 | – | – | – | – | – |
| 55–59 | 6 | 0 | – | – | – | – | – |
| 60–64 | 13 | 1 | 7.7 | 4.0 | 1 | 2 | 15.4 |
| 65–69 | 24 | 10 | 41.7 | 4.1±1.4 | 2 | 12 | 50.0 |
| 70–74 | 33 | 18 | 54.5 | 4.1±1.6 | 4 | 22 | 66.7 |
| 75–79 | 35 | 15 | 42.9 | 4.7±1.2 | 7 | 22 | 62.8 |
| 80–84 | 25 | 15 | 60.0 | 4.9±1.1 | 2 | 17 | 68.0 |
| 85–89 | 11 | 5 | 45.5 | 4.8±1.1 | – | 5 | 45.5 |
| Totals | 150 | 64 | 42.7 | 4.5±1.3 | 16 | 80 | 53.3 |

Samples x̄ ± 1 SD = 73.2 ± 8.3; 50% Pregnant at 79.7 mm; 50% Reproductively Active at 76.3mm.

*Table 3*

**Pregnancy and placental scar observations by head and body length**

| HBL | Number Examined | Not Pregnant No scars | Pregnant No scars | Not Pregnant 1 set scars | Pregnant 1 set scar | Not Pregnant 2 set scars | Pregnant 2 set scars |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 45–49 | 1 | 1 | – | – | – | – | – |
| 50–54 | 2 | 2 | – | – | – | – | – |
| 55–59 | 4 | 4 | – | – | – | – | – |
| 60–64 | 11 | 10 | – | 1 | – | – | – |
| 65–69 | 13 | 10 | 2 | 1 | – | – | – |
| 70–74 | 19 | 9 | 0 | 6 | 3 | – | 1 |
| 75–79 | 22 | 5 | 2 | 13 | 2 | – | – |
| 80–84 | 16 | 1 | 7 | 7 | – | 1 | – |
| 85–89 | 7 | 0 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| Totals | 95 | 42 | 13 | 30 | 6 | 2 | 2 |

At a HBL of 76.3, 50% were either pregnant or had at least 1 set of scars. Primiparous x̄ = 77.8mm ± 5.8, n = 43; Multiparous x̄ = 78.5 mm ± 6.7, n = 10.

were checked for ectoparasites, sexed, measured and weighed. All measurements are given in millimetres. Body weight (wt.) was obtained by means of a Pesola spring scale and is expressed in grams. Reproductive condition was noted on all females: perforation of the vaginal orifice, location and number of visible mammaries, lactation, visible pregnancy and number and size of embryos. A sample was examined for placental scars.

A total of 265 *M. musculus* was examined, females comprising 150 (57 %) of the total sample. Length and weight distribution of these animals by sex is presented in Table 1. An earlier study of size of *M. musculus* in Rangoon (HARRISON and WOODVILLE 1949) did not separate the data by sex. No significant sexual dimorphism in size and weight was detected. Examination of the size distribution of the sample revealed no skewness i.e., the distribution is essentially symmetrical. Visibly pregnant females were omitted from those data shown in Table 1.

A summary of the distribution of pregnant or lactating females and litter size (number of embryos) is shown in Table 2. Based on these data, the point at which 50 % of the females were pregnant occurred at a head and body length (HBL) of 79.9 mm and the point at which 50 % of the females (pregnancy and lactation) were reproductively active occurred at a head and body length of 76.3 mm. The average number of embryos counted per pregnant female was 4.5 ± 1.3. The percentage of females examined which were visibly pregnant was 42.7 %.

Observations on pregnancy and placental scars are presented in Table 3. From these data, the point at which 50 % of the females examined had at least one set of placental scars or were pregnant was at a head and body length of 76.3 mm.

Of the 150 females examined, 42.7 % were visibly pregnant. BROOKS (1973) notes that visible pregnancies constitute approximately 71 % of the true pregnancies. The corrected value of actual pregnancy rate among the 150 females examined should approximate 60 %. The number of embryos per pregnant female averaged 4.5 ± 1.3, a rather modest count when compared to those from some areas (BROOKS 1973) but closely comparable with that reported by HARRISON (1955) from Malaysia ($x = 4.3$). HARRISON and WOODVILLE (1949) presented embryo counts (5 each) in only two pregnant females captured in Rangoon. Our observations show that the embryo count increased with HBL. Yet the mean HBLs of primiparous and multiparous females are quite similar (Table 3). The correlation between embryo count and increased HBL is, however, significant.

Pregnancy and presence of placental scars were first observed among females in the HBL class of 60–64 mm. The HBL at which 50 % of those examined for placental scars were either pregnant or had at least one set of scars was 76.3. This agrees precisely with the similar estimate of reproductive activity determined from pregnancy and lactation.

The high reproductive effort in *Mus musculus* as reflected in those data presented herein are consistent with the high reproductive efforts reported among other commensal small mammals in Rangoon (WALTON et al. 1977; BROOKS et al. 1978; WALTON et al. 1978; WALTON et al. 1979; BROOKS et al. 1979).

Although the traps generally employed in our survey of commensal small mammals in Rangoon were less than ideal for capturing *Mus musculus* we feel that MARSHALL'S (1977) observations on the abundance of *M. m. castaneus* in Thailand apply equally to Rangoon. His application of the name "warehouse mouse" is equally appropriate for only in grain storage warehouses were extensive numbers of this mouse observed in Rangoon. HARRISON and WOODVILLE (1948) had found that while *M. musculus* was present in Rangoon, nowhere was it abundant. As in Thailand, houses in Rangoon are also occupied by *Rattus exulans*, the little Burmese house rat, which may serve as a competitor to *Mus musculus*, excluding them from the house-hold environment.

**Acknowledgements**

The authors would like to express their appreciation to U MAUNG MAUNG TUN and U PE THAN HTUN of the Rodent Control Demonstration Unit and to the Port Health Authorities and various Township Health Officers in Rangoon.

**Literature**

BROOKS, J. E. (1973): A Review of Commensal Rodents and Their Control. Crit. Rev. Environ. Contr. 3, 405–453.

BROOKS, J. E.; WALTON, D. W.; NAING, U H.; TUN, U M. M.; HTUN, U P.T. (1978): Some observations on reproduction in *Rattus rattus* (L.)in Rangoon, Burma. Z. Säugetierkunde **43**, 203–210.

BROOKS, J. E.; HTUN, P. T.; WALTON, D. W.; NAING, H.; TUN, M. M. (1979): The reproductive biology of *Suncus murinus* L. in Rangoon, Burma. Z. Säugetierkunde **45**, 12–22.

HARRISON, J. L. (1955): Data on the reproduction of some Malaya mammals. Proc. Zool. Soc. **125**, 445–460.

HARRISON, J. L.; WOODVILLE, H. C. (1948): An attempt to control houserats in Rangoon. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. **42**, 247–258.

—— (1949): Variation in size and weight of five species of house-rats (Rodentia: Muridae), in Rangoon, Burma. Rec. Indian Mus. **47**, 65–71.

MARSHALL, Jr., Joe T. (1977): A synopsis of Asia species of *Mus* (Rodentia, Muridae). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **158**, 175–220.

WALTON, D. W.; BROOKS, J. E.; TUN, U M M; NAING, U H (1977): The status of *Rattus norvegicus* in Rangoon, Burma. Jap. J. Sanit. Zool. **28**, 363–366.

WALTON, D. W.; BROOKS, J. E.; TUN, U M M; NAING, U H (1978): Observations on reproductive activity among female *Bandicota bengalensis* in Rangoon. Acta Theriol. **23**, 489–501.

WALTON, D. W.; BROOKS, J. E.; THINN, K K; TUN, U M M (1979): Reproduction in *Rattus exulans* in Rangoon, Burma. Mammalia (in press).

*Authors' address:* DAN W. WALTON, R. E. KING, J. E. BROOKS and H. NAING, RCDU/VBC/IR, World Health Organization, P. O. Box 14, Rangoon, Burma

# BEKANNTMACHUNG

## Einladung

Die 54. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. findet von Montag, den 22. September, bis Freitag, den 26. September 1980, in Tübingen statt.

## Vorläufiges Programm

| | | |
|---|---|---|
| Montag, 22. September: | Anreisetag | |
| | ab 19.00 Uhr | Begrüßungsabend im Hotel Stadt Tübingen |
| Dienstag, 23. September: | Hörsaalzentrum Morgenstelle | |
| | 9.00 Uhr | Begrüßung<br>Eröffnung durch den 1. Vorsitzenden |
| | anschließend Vorträge | |
| | 19.00 Uhr | Empfang durch den Präsidenten der Universität Tübingen |
| Mittwoch, 24. September: | Hörsaalzentrum Morgenstelle, Vorträge | |
| Donnerstag, 25. September: | Hörsaalzentrum Morgenstelle, Vorträge | |
| | Abend: | Gemeinsames Abendessen |
| Freitag, 26. September: | Ganztägige Exkursion | |

Das Programm mit Vortragsfolge wird allen Mitgliedern rechtzeitig vor der Tagung zugesandt.

Alle Interessierten sind zu dieser Tagung herzlich eingeladen. Falls besondere persönliche Einladungen gewünscht werden, wird gebeten, sich an den 1. Vorsitzenden, Prof. Dr. MANFRED RÖHRS, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71, zu wenden.

Bitte melden Sie Ihre Vorträge für die Tagung, die in der Regel nicht länger als 15 Minuten dauern sollen, möglichst frühzeitig, spätestens aber bis zum 1. Juni 1980, beim Geschäftsführer der Gesellschaft, Prof. Dr. HANS-JÜRG KUHN, Anatomisches Institut der Universität, Kreuzbergring 36, D-3400 Göttingen an.

Den Tagungsort betreffende und organisatorische Fragen beantwortet Prof. Dr. RAIMUND APFELBACH, Institut für Biologie III der Universität, Zoophysiologie, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen. Tel. 07071/292624 oder 292619.

# BUCHBESPRECHUNGEN

BRAZIER, M. A. B.; PETSCHE, H. (eds.): **Architectonics of the Cerebral Cortex.** New York: Raven Press 1978. IBRO Monograph Series Vol. 3. 502 pp., $ 48,75.

Im Gedenken an CONSTANTIN VON ECONOMO (1876–1931) fand zur 100. Wiederkehr seines Geburtstages in Wien ein IBRO-Symposion über die Architektonik des Endhirncortex statt. 29 Referate dieses Treffens sind im vorliegenden Band zusammengefaßt. Auf eine Einführung über Leben und Werk von C. VON ECONOMO (E. LESKY) folgt eine Übersicht über Forschungen am Cortex im 19. Jahrhundert (M. A. B. BRAZIER). Gegenstand weiterer Darlegungen sind verschiedene Zelltypen wie Meynert-Zellen (S. L. PALAY), Betz-Zellen (M. E. SCHEIBEL und A. B. SCHEIBEL), Interneurone (T. TÖMBÖL) und corticale Verbindungen (J. SZENTÁGOTHAI) sowie architektonische Studien der letzten 50 Jahre (K. FLEISCHAUER), Pigmentarchitektonik (H. BRAAK) und ontogenetische Aspekte der corticalen Lamination (J. R. WOLFF). Histo- und biochemische Studien zur Topographie der Enzymreifung am Neocortex (E. FARKAS-BARGETON u. M. F. DIEBLER) haben Grenzübereinstimmungen von enzymarchitektonischen mit cytoarchitektonischen Arealen und lange postnatale Reifungszeiten beim Menschen ergeben. Schließlich sei verwiesen auf die Übersichtsreferate von O. D. CREUTZFELDT über die Funktion des Neocortex als ein Bindeglied im Strom der Aktivitäten vom Thalamus und anderen afferenten Strukturen zu den Effektoren und auf die Abhandlung von V. BRAITENBERG über die Cortex-Architektonik. Diese und die übrigen Beiträge bilden eine gute und vielseitige Informationsquelle über den modernen Wissensstand, methodische Möglichkeiten und offene Fragen für weiterführende Forschungen am Cortex.

D. KRUSKA, Hannover

KERRICH, G. J.; HAWKSWORTH, D. L.; SIMS, R. W. (eds.): **Key Works to the Fauna and Flora of the British Isles and Northwestern Europe.** London, New York, San Francisco: Academic Press 1978. 179 S., Ln. £ 7,80.

Zweck der Publikation dieses Buches ist es, für alle lebenden Organismen der Britischen Inseln, Nordwesteuropas (Island, Skandinavien, Benelux-Ländern, Bundesrepublik Deutschland, Frankreich nördlich 49°) sowie der angrenzenden Gewässer der Kontinentalschelfe – von den Viren bis zu den Säugern – Literatur aufzuführen, die für die Bestimmung der entsprechenden Tiere und Pflanzen benutzt werden kann. Hierbei geht es den Herausgebern und Mitarbeitern nicht um Vollständigkeit der Literatur, sondern darum, daß mit den angegebenen, möglichst neuen Hilfsmitteln, die in systematischer Ordnung aufgeführt und ggfs. mit kurzen Kommentaren versehen sind, die Bestimmung der Angehörigen der jeweiligen Gruppen überhaupt möglich ist. Wie sich auch an der spärlichen Literaturliste für Säugetiere erkennen läßt, wendet sich dieses Werk nicht an den Kenner einzelner Gruppen, sondern an den faunistisch umfassend interessierten Wissenschaftler oder Laien, der Organismen unterschiedlicher systematischer Herkunft bestimmen möchte.

H. SCHLIEMANN, Hamburg

Simpson, G. G.: **Pferde**. Die Geschichte der Pferdefamilie in der heutigen Zeit und in sechzig Millionen Jahren ihrer Entwicklung. Aus dem Englischen übertragen v. J. Schellack. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1977. 240 S., 118 Abb. im Text und auf 32 Taf. Glk. DM 38,80.

Bei der übergroßen Anzahl von Veröffentlichungen über das Pferd hebt sich dieser Beitrag, getragen von einem außerordentlichen Fachwissen, wohltuend, als ein Buch über Pferde als Tiere im biologischen Sinn, heraus.

Nach drei Hauptmethoden, Tiere kennenzulernen, nämlich erstens durch das Studium wilder, lebender Tiere, ihrer wesentlichen Merkmale, der Verbreitung und ähnlichem, zweitens durch Erforschung der Beziehung der Tiere zum Menschen, der Züchtungsbiologie und der Domestikation und drittens durch die historische Betrachtungsweise auf Grundlage der Geschichte der Erde und ihrer Lebensformen, gliedert der Autor sein Buch in die Abschnitte: Lebende Pferde – Abstammung des Pferdes – Pferde und Evolution.

Es ist dies ein gelungener Versuch, die Entwicklungsgeschichte der Pferde in den wesentlichen Zügen durch verschiedene Betrachtungsweisen der Zoologie, Geologie und der Evolutionsforschung darzustellen. Basierend auf die umfangreiche Sammlung von Fundstücken und Daten, die im American Museum of Natural History zusammengetragen wurden, beschreibt Simpson sehr anschaulich, wie sich von *Eohippus* in Millionen von Jahren unsere heutigen Pferde entwickelt haben.

Dieses Buch, im Original in englischer Sprache schon 1951 erschienen, stellt für den deutschsprachigen Leser eine echte Bereicherung dar und ist nicht nur allgemein allen an Pferden Interessierten zu empfehlen, sondern sollte darüberhinaus durch seine wissenschaftlich fundierten Aussagen auch Zoologen und Tiermediziner ansprechen. P. Ebinger, Hannover

Kleiman, D. G. (ed.): **The Biology and Conservation of the Callitrichidae**. Symposion Nat. Zoological Park, Smithsonian Inst. Washington D. C.: Smithsonian Institution Press 1977. 354 pp., 150 ill., $ 8.95. ISBN 0-87474-586-1.

In 27 Einzelbeiträgen wird eine Fülle von Fakten und Problemen zu den Themen: Fortpflanzungsbiologie, Sozialverhalten, Ökologie und Evolution, Status und Naturschutz sowie Haltung in Kolonien bei Callitrichidae behandelt. Die durchweg sachkundigen Berichte enthalten eine Fülle von Ergebnissen zur Biologie der Krallenäffchen auf Grund neuer Feldbeobachtungen (z. B. Exsudat- und Saft-Nahrung und Gebissanpassung, Anforderungen an Habitat etc.). Die Fragen des Naturschutzes und der Überlebenschancen werden eingehend diskutiert. In einer Schlußresolution werden die drohenden Gefahren aufgezeigt und Vorschläge zur Anwendung der abzusehenden katastrophalen Entwicklung unterbreitet. Der Preis des gut ausgestatteten und umfangreichen Buches ist erstaunlich niedrig. Das Werk dürfte für lange Zeit eine der wichtigsten Informationsquellen über die Biologie der Krallenäffchen bleiben. D. Starck, Frankfurt/M.

Dawkins, R.: **Das egoistische Gen.** Übersetzt aus dem Englischen von de Sousa Ferreira, K. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag 1978. 246 S., kt. DM 19,80. ISBN 3-540-08649-8.

Die von dem zweifellos geistreichen und originellen Autor, einem genetisch versierten Ethologen, entwickelte Theorie besagt, auf einfachste Formulierung gebracht, etwa Folgendes: Individuen sind Überlebensmaschinen, die das Gen um sich aufbaut mit dem Ziel, sich stärker zu vermehren als andere Gene (Allele). Allele sind Konkurrenten. Die Gene eines Individuums werden von den Eltern übernommen, leben aber auch in Geschwistern und in vermindertem Maße in den Verwandten. Die Verbreitung der eigenen Gene kann also durch Unterstützung der eigenen Verwandten gefördert werden. So wird Altruismus zur extremen Form des Egoismus. Das hier nur kurz umrissene Gedankenmodell wird, und das ist der Hauptinhalt des Buches, durch eine Fülle von Beobachtungen aus dem Sozialverhalten belegt (bei Serengeti-Löwen: Töten der Babys anderer Väter, um die Weibchen beschleunigt in Brunst zu bringen und die Verbreitung der eigenen Gene zu sichern). Es sei hier die Frage erlaubt, wie sich andere Löwenpopulationen verhalten. Eine umfassende Darlegung über das Vorkommen von „Baby-Killen" bei anderen Populationen, Arten, Familien und eine sorgfältige Analyse und Diskussion aller weiteren möglichen Faktoren zu diesem Fragenkomplex werden nötig sein, um die Stabilität der vorgetragenen Hypothese zu erweisen. Überraschend und zu verblüffenden Ergebnissen führend ist die Anwendung der Hypothese auf die Entstehung von Sozialverbänden, Kasten und Arbeitsteilung bei staatenbildenden Hymenopteren.

Das Buch wendet sich an einen größeren Leserkreis. Es ist flüssig, teilweise recht salopp provozierend geschrieben und dürfte nicht der Gefahr entgehen, bei biologisch unzureichend Informierten, falsche Vorstellungen und unkritische Verallgemeinerungen zu erzeugen, zumal es nicht frei von Reduktionismen ist. Dem ethologisch und genetisch Vorgebildeten wird das Buch manche Anregung geben und hoffentlich zu klärender Diskussion beitragen. D. Starck, Frankfurt/M.

Meineke, H.: **Mathematische Theorie der relativen Koordination und der Gangarten von Wirbeltieren.** Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Jg. 1978, 4. Abhdlg. Berlin – Heidelberg – New York: Springer-Verlag 1978. 15 Abb., 2 Tab., 76 S. DM 49.80.

Im 1. Teil seiner Arbeit faßt H. Meineke die von E. von Holst entwickelte Theorie der relativen Koordination der Fischflossenbewegungen in überarbeiteter Form zusammen und formuliert sie in einer Terminologie, die sich für die angestrebte Übersetzung in eine mathematische Formelsprache eignet. Einen Hauptteil des Berichts bildet die Erstellung und Begründung mathematischer Formelsätze für die bei der Ortsbewegung eines Fisches wirkenden Teilapparate, unterteilt in Formeln für Kommandogeber, Kommandoüberträger und Ausführungsglied. Am Kommandogeber werden ein autonomer Teil, in dem das Kommando entsteht, als autorhythmisches Zentrum und ein Verrechnungsteil unterschieden. Die Eignung der Formeln zur qualitativen Beschreibung der Eigenschaften der Ortsbewegungen der Fische wird in einem weiteren Teilkapitel ausführlich überprüft. Basierend auf der Formelsammlung entwickelt der Autor eine physiologische Hypothese, anhand der sich die Verwirklichung der für das Erscheinungsbild der relativen Korrelation notwendigen Vorgänge interpretieren läßt. Im Schlußteil zieht der Verfasser Folgerungen auf die Gangarten von Säugetieren, dargestellt am Beispiel „laufendes Pferd". Im Anhang sind dem die Ortsbewegungen beschreibenden Formelsystem ein Schaltplan für die Darstellung an elektronischen Analog-Rechnern und ein Algol-Programm für die Darstellung an elektronischen Digital-Rechnern beigefügt. Eine „Synonymenliste" der Terminologie des Autors und der Begriffe, wie sie von Holst verwendete, ergänzt die interessante, in ihrem mathematischen Teil vom Rezensenten nicht voll überprüfbare Darstellung. Die Arbeit trägt ohne Zweifel zum besseren Verständnis der zentralnervösen Teile des Ortsbewegungsapparates bei und bildet eine wesentliche Grundlage für künftige kybernetische Analysen. H. Frick, München

de Boer, L. E. M.; Bouman, J.; Bouman, I.: **Genetics and Hereditary Diseases of the Przewalski Horse.** Proceedings of the Arnhem Study-Conference organized by the Foundation for the Preservation and Protection of the Przewalski Horse held on the 16th and 17th of October 1978 at Burger's Zoo. Rotterdam: Foundation for Preservation and Protection of the Przewalski Horse 1979. 176 pp., F. 20,00.

Das Przewalskipferd, Stammvater der Hauspferde, ist in freier Wildbahn wohl erloschen; ein Bestand von etwas mehr als 300 Individuen lebt in Zoologischen Gärten. Dieser Rest einer einst weit verbreiteten Tierart – von Westeuropa bis Ostasien – verdient hohes Interesse. Dies dokumentiert sich in internationalen Symposien: 1959 im Zoologischen Garten Prag, 1965 im Tierpark Berlin (die dort gehaltenen Referate wurden in der Zeitschrift Equus 1961 und 1967 veröffentlicht), 1978 in Burger's Zoo; von der letztgenannten Veranstaltung zeugt der vorliegende Band. Während in den beiden ersten Symposien vorwiegend allgemeine Probleme erörtert wurden, standen 1978 Fragen der Genetik und der Erbkrankheiten im Vordergrund, und es wird ein höchst lebhaftes Bild derzeitigen Forschungsstandes über dies Gebiet vermittelt.

Bereits beim Berliner Symposion hatte die Mitteilung von Benirschke über unterschiedliche Chromosomenzahlen bei Przewalskipferd und Hauspferden zu einer Erörterung über die biologische Bedeutung dieses Befundes geführt. In den letzten Jahren konnten die Sachverhalte untermauert werden (Benirschke und Mitarb.; Matthews und Delhanty; de Scheffer und de France; de Boer u. a.). Beim Przewaldkipferd beträgt die Chromosomenzahl 66, bei Hauspferden 64. Jedoch "The fundamental number of the chromosome arms, is however identical in the two species. Reduction in the chromosome number is thought to have occured by means of fusion of the two pairs of acrocentric chromosomes in the Przewalski horse karyotyp to form a metacentric pair in that of the domestic horse, this process being termed centric fusion or Robertsonian translocation" (S. 72). "As such the karyological difference is very small and in it self certainly not conclusive to warrant specific distinction of the two forms" (S. 103/104). Da ähnliche Veränderungen auch innerhalb anderer Arten bekannt wurden, wird auch an anderer Stelle geschlossen: "This also clearly shows that the value of the chromosome number difference between Przewalski und domestic horse should not be overestimated" (S. 108). Im Zusammenhang mit den verschiedenen Chromosomensätzen erörtert de France Fragen der Evolution. Es fällt auf, daß Evolution nur als ein Prozeß, der auf Mutation und Selektion beruht, angesehen wird; die vielfältigen modernen Einsichten über die Bedeutung von Rekombinationsvorgängen sind nicht beachtet. Da von den ursprünglich eingefangenen 53 Przewalskipferden nur 11 in den heutigen Zuchten Nachfahren haben, wäre es wohl nützlich gewesen, auch die Gedankengänge von Wright über Gründerpopulationen in die Erörterungen einzubeziehen.

Auch in biochemischen Eigenarten (Enzymen, Proteinen, Roten Blutkörperchen, Bluteiweiß, DNA-Sequenzen) (Bouman; Putt und Fisher; Scott u. a.) zeigen sich viele Übereinstimmungen.

Bedeutsam ist das Ergebnis, daß das Przewalskipferd eine ausgeprägte Polymorphie zeigt, und daß eine starke Heterozygotie anzunehmen ist. Die oft notwendig gewordene Inzucht hat zu bedenklicher genetischer Einengung geführt. Um die nachteiligen Folgen der Gefangenenschaftszucht mindern zu helfen, werden Zuchtprobleme vielfältig diskutiert. Insgesamt ein anregendes Buch. W. HERRE, Kiel

GRIFFITHS, M.: **The Biology of the Monotremes**. New York, San Francisco, London: Academic Press 1978. 367 S., 121 Abb., $ 31.00. ISBN 0-12-303850-2.

Die ausführliche Monographie über die Monotremata beruht auf umfangreichen eigenen Beobachtungen und Untersuchungen an allen drei rezenten Formen, berücksichtigt aber auch das gesamte Schrifttum zum Thema. Die Entdeckungsgeschichte wird kurz besprochen, die Systematik unter Berücksichtigung der Subspezies bei *Tachyglossus*, ihre Verbreitung und ökologischen Ansprüche eingehend diskutiert. Es ist erfreulich, daß in einer Arbeit, in deren Mittelpunkt die Physiologie und Biologie steht, auf die Bedeutung der Subtilsystematik auch für rein physiologische Probleme (Ernährung, Temperaturregulierung) hingewiesen wird und die Notwendigkeit betont wird, anzugeben, an welcher Subspezies experimentelle Daten gewonnen wurden. Ornithorhynchidae und Tachyglossidae werden in den Einzelkapiteln stets getrennt aber vergleichend behandelt. Eine allgemeine morphologische Behandlung wird den speziellen Abschnitten vorausgeschickt. Die Bearbeitung ist durch eine Fülle neuer Befunde und durch reichliche Bebilderung von großem Interesse. Ausführlich behandelt werden Ernährung – Futter und Darmtrakt. *Zaglossus* frißt ausschließlich Regenwürmer und Käferlarven und zeigt deutlich Anpassungen im Zungenbau und in der Ernährungsweise, die sich von *Tachyglossus* (myrmeko-termitophag) abgrenzen lassen. Herz, Kreislauf und Atmung werden kurz behandelt. Ausführliche Beiträge befassen sich mit Thermoregulation, Sinnesorganen und Großhirnrinde, Fortpflanzung und Milchsekretion. In einem abschließenden Kapitel werden Fragen der Stammesgeschichte, vor allem auf Grund der Schädelmorphologie besprochen. Wenn der Verfasser auch eine Reihe bisher nicht bekannter Juvenilstadien an gut präparierten Trockenschädeln vorlegt, können die hieraus gezogenen Schlüsse nicht vollständig überzeugen, da die Beziehungen der Knochen zum Chondrocranium und die Relationen zu den Weichteilen (Nerven und Muskeln im Bereich der Seitenwand) nicht berücksichtigt werden, und die Herkunft der einzelnen Elemente (Deck-, Ersatz-, oder Zuwachsknochen) ohne Heranziehung von Schnittserien nicht möglich ist.

Diese Bedenken gegen einen Teilaspekt beeinträchtigen nicht grundsätzlich den hohen informativen Wert des Buches, das für jeden, der sich für die Biologie dieser primitiven und einseitig spezialisierten Gruppe und für die Stammesgeschichte der Säuger im allgemeinen interessiert, unentbehrlich sein dürfte. D. STARCK, Frankfurt/M.

JONES, R. E. (ed.): **The Vertebrate Ovary.** Comparative Biology and Evolution. New York, London: Plenum Press 1978. 853 S., 223 Abb., 33 Tab., US $ 69.50.

Die Herausgabe dieses von 26 führenden Fachwissenschaftlern verfaßten Werkes zur Biologie des Wirbeltier-Ovars verdeutlicht den Umfang des Wissens auf einem Forschungsgebiet, das in Teilaspekten bereits in Buchform behandelt worden ist (in neuerer Zeit u. a.: ZUCKERMAN/WEIR: The Ovary. Bd. 1–3. New York 1977; H. PETERS: The Development and Maturation of the Ovary and its Functions. Amsterdam 1973; A. R. MIDGLEY/W. A. SADLER: Ovarian Follicular Development and Function. New York 1979.). Nach MOSSMANS and DUKES "Comparative Morphology of the Mammalian Ovary" (Madison 1973) liegt nun jedoch eine vergleichende Darstellung der Strukturen, der Funktionen und der Entwicklung des Ovars unter Einbeziehung aller Wirbeltierklassen vor. Der ovarielle Follikel steht im Vordergrund der Betrachtungen (Kapitel über primordiale Geschlechtszellen, Oozyten, Follikelwand, Liquor folliculi, Oogenese und Follikelentwicklung, hormonelle Kontrolle der Follikelreifung, endokrine Funktionen der Follikel, Follikelselektion, Ovulation), wobei ein Autor auch auf die Tunicaten und Acrania eingeht. Dem Phänomen der Follikelatresie ist ein eigenes Kapitel gewidmet, in dem das Thema sehr differenziert abgehandelt wird. Ausführlich werden auch nicht-follikuläre Komponenten des Ovars beschrieben (Oberflächenepithel, Medulla, Stroma, interstitielle Zellen, Rete ovarii, Gefäße, Nerven). Es fehlt jedoch ein zusammenfassendes Kapitel über das Corpus luteum; Informationen hierzu sind an verschiedenen Stellen eingestreut. Sehr knapp gehalten ist die Darstellung der genetischen Faktoren bei der Sexualdifferenzierung. Neben der Behandlung der ovariellen Zyklen wäre auch eine vergleichende Darstellung ihrer Umweltabhängigkeit wünschenswert gewesen. Ungeachtet dieser sicher redaktionell bedingten Lücken, runden Kapitel über Variation und Entwicklung von Wurf- und Gelegegröße sowie über die Evolution des Wirbeltierovars das Buch seinem Titel gemäß ab, so daß es insgesamt als ein äußerst informationsreiches und sehr bemerkenswertes Werk weiterempfohlen werden kann. U. JÜDES, Lübeck

# Das Leben auf unserer Erde

Vom Einzeller zum Menschen – Wunder der Evolution. Von David Attenborough. Mit einem Geleitwort von Nobelpreisträger Prof. Dr. Konrad Lorenz. Aus dem Englischen übertragen von Dr. Irmgard Jung und Margaret Carroux. 1979. 320 Seiten mit 124 Farbabbildungen, davon 102 ganzseitig und 15 doppelseitig. Linson geb. 39,– DM

In einer ungemein anschaulichen und anregenden Form schildert David Attenborough das Wunder der Evolution über einen Zeitraum von 3,5 Milliarden Jahren. In dreizehn Kapiteln beleuchtet das Buch alle entscheidenden Schritte vom Ursprung des Lebens auf der Erde bis hin zur heutigen Welt des Menschen: wie die ersten mehrzelligen Organismen entstanden, wie das Leben vom Meer auf das Land und vom Land in die Luft vordrang, wie sich die warmblütigen Tiere entwickelten und wie nach einem beispiellosen kulturellen Werdegang die Menschheit schließlich ganz allein die Verantwortung für die Zukunft allen Lebens tragen muß. Charles Darwin verdanken wir die faszinierende Erkenntnis, daß sich das Leben auf der Erde im Kampf ums Dasein durch Anpassung und Auslese in einem Prozeß entwickelt hat, den wir Evolution nennen. David Attenborough ist es gelungen, diese Entwicklung auf den Spuren Darwins an Hand noch heute lebender Pflanzen und Tiere mit Kamera und Feder nachzuvollziehen.

„Es ist verständliche Wissenschaft in der besten, perfekten Form. Die farbigen Abbildungen sind Naturfotografien in Vollendung, so wie der Text in seiner wissenschaftlichen Vollständigkeit und begeisternden Lesbarkeit ein beredtes Zeugnis der erstaunlichen paläontologischen Kenntnisse des Autors ablegt.“ (Konrad Lorenz)

# Die Süßwasserfische Europas

bis zum Ural und Kaspischen Meer. Ein Bestimmungsbuch für Sport- und Berufsfischer, Biologen und Naturfreunde. Von Prof. Dr. Werner Ladiges und Dieter Vogt. 2., neubearbeitete Auflage. 1979. 299 Seiten mit 443 Abbildungen, davon 156 Verbreitungskarten, im Text und auf 44 Tafeln; eine Karte auf den Vorsatzblättern. Balacron gebunden 44,– DM

Ein einführendes Kapitel bringt grundsätzliche Hinweise zur Benutzung des Buches, über den Lebensraum der Süßwasserfische und ihre Beobachtung in der Natur, erläutert die vorkommenden Fachausdrücke und erklärt die Topographie des Fischkörpers. Eine Übersichtskarte auf den Vorsatzblättern hebt das europäische Verbreitungsgebiet mit seinen wichtigsten Flüssen hervor, soweit sie im Text erwähnt werden.
Bei der sicheren Bestimmung der vorkommenden Fischarten und ihrer Unterarten helfen 225 vorzügliche, auf Tafeln zusammengefaßte Fischabbildungen, auf denen alle typischen Merkmale in Form und Zeichnung zu erkennen sind.
Der Textteil, nach Arten und Unterarten gegliedert, unterrichtet ausführlich über Kennzeichen, Lebensweise und Lebensraum sowie über die Bedeutung für Angler und für die gewerbliche Fischerei der verschiedenen Länder.
Die Fischnamen werden mit ihren wissenschaftlichen Bezeichnungen und – je nach Vorkommen – auch in der jeweiligen Landessprache wiedergegeben.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN


---


*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 198.— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 36,00 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

# Ökologie der Tiere

Ein Lehr- und Handbuch in drei Teilen

Von Professor Dr. Fritz Schwerdtfeger

## Band I: **Autökologie**

Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. 2., neubearbeitete Auflage. 1977. 460 Seiten mit 268 Abbildungen und 55 Übersichten. Leinen 120,– DM

Der erste Band behandelt die Beziehungen des Tieres als Individuum oder Repräsentant seiner Art zu den Gegebenheiten der Umwelt. Vorangestellt ist eine kurze Erörterung der Grundlagen der Ökologie, insbesondere ihrer Grundbegriffe. Der eingehenden Schilderung der Tier-Umwelt-Beziehungen ist die Gliederung der Umweltkomponenten in abiotische, trophische und biotische Faktoren zugrunde gelegt. Die Einflüsse der einzelnen Faktoren, beispielsweise des Lichtes, der Nahrungsmenge oder der Parasiten, auf den Bau, die Leistungen und das Verhalten des Tieres werden unter dem Gesichtspunkt vorgeführt, die Relationen möglichst eindeutig zahlen- und kurvenmäßig zu erfassen.

## Band II: **Demökologie**

Struktur und Dynamik tierischer Populationen. 2., neubearbeitete Auflage. 1979. 450 Seiten mit 249 Abbildungen und 55 Übersichten. Leinen 120,– DM

Der zweite Band beginnt mit einer Einführung zum Wesen der Demökologie und der Populationen.
Er behandelt danach in statistischer Sicht die Struktur der Populationen, ihre Zusammensetzung aus Elementen wie Dichte, Verteilung und Altersaufbau sowie deren Beeinflussung durch Um- und Mitweltkomponenten. Die zu ihrer Erfassung tauglichen Methoden werden jeweils kurz vorgeführt.
Gegenstand des zweiten Hauptteiles ist die Dynamik der Populationen, die zeitliche Veränderung ihrer Strukturelemente; dabei werden die Wandlungen der beiden Grundelemente Verteilung und Dichte, also die Dispersions- und Abundanzdynamik, besonders eingehend behandelt.

## Band III: **Synökologie**

Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften. Mit einem Anhang: Mensch und Tiergemeinschaft. 1975. 451 Seiten mit 118 Abbildungen und 125 Übersichten. Leinen 98,– DM

Der Autor erläutert im dritten Band einführend das Wesen der Synökologie im allgemeinen sowie speziell das der Synökologie der Tiere. Ihr sind drei Hauptabschnitte gewidmet. Der erste befaßt sich mit der Struktur der Tiergemeinschaften, mit ihrer Entstehung, ihren Grundformen, Merkmalen und Kennzeichnungen sowie mit ihrer Dynamik.
Thema des zweiten Abschnitts ist die Funktion der Tiergemeinschaften, ihr Inbetriebsein mit den dafür notwendigen Voraussetzungen und Vorgängen, die in einem Funktionsplan analysiert und in der Schilderung des realen Funktionsgeschehens vorgeführt und gewertet werden.
Der dritte Teil handelt von der in jüngster Zeit in den Vordergrund des Interesses gerückten Produktivität der Tiergemeinschaften, namentlich von den Komponenten ihres Stoff- und Energiehaushaltes, wie z.B. Konsumtion, Assimilation, Produktion und Respiration; den Abschluß bildet der Versuch einer Stoff- und Energiebilanz der Tiergemeinschaften.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

. 45 (2), 65–128, April 1980 ISSN 0044-3468 C 21274 F
Mammals

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

# INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

'gan der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde





erlag Paul Parey Hamburg und Berlin

HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. van Bree, Amsterdam – W. Fiedler, Wien – H. Frick, München – W. Herre, Kiel – K. Herter, Berlin – H.-G. Klös, Berlin – H.-J. Kuhn, Göttingen – B. Lanza, Florenz – T. C. S. Morrison-Scott, London – J. Niethammer, Bonn – H. Reichstein, Kiel – M. Röhrs, Hannover – D. Starck, Frankfurt a. M. – F. Strauss, Bern – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

SCHRIFTLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. Schliemann, Hamburg – D. Kruska, Hannover

*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

*Manuskripte:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

*Vorbehalt aller Rechte:* Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

**Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA):** The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distributions, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see 'Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List' of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

---

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Tutte Druckerei GmbH, Salzweg-Passau

Z. Säugetierkunde 45 (1980) 2, 65–128
ASTM-Coden: ZSAEA 7 45 (2), 65–128

Mit 2 Beilagen des Verlages Paul Parey

# Zum frühgeschichtlichen Vorkommen der Sumpfspitzmaus (Neomys anomalus Cabrera, 1907) in Schleswig-Holstein

Von H. Pieper und H. Reichstein[1]

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel*

*Eingang des Ms. 31. 7. 1979*

## Abstract

*On the occurrence of the Southern Water-shrew (Neomys anomalus Cabrera, 1907) in prehistoric times in Schleswig-Holstein*

Studied skeleton fragments of at least five specimens of *Neomys anomalus*, discovered by water-sieving during excavations at the early medieval settlement of Haithabu, 800-1066 (Schleswig-Holstein). The fragments were identified by comparison with recent *N. fodiens* from Schleswig-Holstein and Hessen, and *N. anomalus* from Hessen. The method proposed by Bühler (1964) to differentiate between the two species is not a reliable basis to distinguish *Neomys fodiens* from *N. anomalus* in Schleswig-Holstein: about 23% of recent *N. fodiens* were wrongly identified as *N. anomalus*.

## Einleitung und Problemstellung

An der im Frühmittelalter verkehrstechnisch günstig gelegenen und damit handelspolitisch wichtigen schleswig-holsteinischen Landenge zwischen Nord- und Ostsee lag einer der bekanntesten wikingerzeitlichen Siedlungsplätze: Haithabu (54°30′ N, 9°35′ E). Die herausragende Stellung dieses Ortes als wichtiger Hafen- und Umschlagplatz im damals schon weitreichenden Handels- und Warenverkehr gründet auf seiner Lage am Ende der Schlei, einem schmalen, von der Ostsee her tief ins Land einschneidenden schiffbaren Wasserarm. Die frühesten Siedlungsspuren reichen nach dendrochronologischen Daten in die zweite Hälfte des 8. Jahrhunderts zurück (Eckstein und Schietzel 1978). Das Ende von Haithabu besiegelten deutsch-dänische Grenzkonflikte, denen dieser Ort um die Mitte des 11. Jahrhunderts zum Opfer fiel (Jankuhn 1972).

In den Jahren von 1966 bis 1969 fanden in Haithabu unter der Leitung von Dr. K. Schietzel, Schleswig, Ausgrabungen größeren Umfanges statt. Hierbei kamen neben den üblichen Grabungstechniken auch Schlämmverfahren zur Anwendung, da nur auf diesem Wege Kleinfunde faßbar sind. Unter den solchermaßen freigelegten Funden waren erwartungsgemäß auch zoologische Objekte, u. a. Tausende von Fischknochen, deren Bearbeitung durch Lepiksaar und Heinrich (1977) zu weiterreichenden Einblicken in tiergeographische, kulturhistorische und wirtschaftsgeschichtliche Fragestellungen führte. Im Zuge der Schlämmarbeiten richtete sich unsere Aufmerksamkeit besonders auf die Verfüllungen der in Haithabu zahlreich vorhandenen Brunnen, da hier auch Überreste von Kleinsäugern zu erwarten waren. Solchen Überresten kommt aus tiergeographischer Sicht besondere Bedeutung zu, da unsere Kenntnisse über die Verbreitung von Kleinsäugern in vor- und frühgeschichtlicher Zeit noch sehr im Argen liegen. In Zusammenarbeit mit Archäologen

[1] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4502-0065 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 65–73
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

lassen sich tatsächlich Materialien gewinnen, die geeignet sind, zur Klärung offener Fragestellungen beizutragen (zeitliche Größenschwankungen, Arealverschiebungen).

Unter den Schlämmrückständen aus den Haithabu-Brunnen befanden sich einige Hundert Skelettreste von Kleinsäugern. Folgende Arten konnten nachgewiesen werden: *Erinaceus europaeus, Talpa europaea, Neomys anomalus, Sorex araneus, S. minutus, Crocidura* sp.[2], *Apodemus sylvaticus, A. flavicollis, Mus musculus, Rattus norvegicus, R. rattus, Clethrionomys glareolus, Arvicola terrestris, Microtus arvalis* und *M. agrestris.* Über zwei kommensale Nagetiere (Hausratte und Hausmaus) wurde schon kurz berichtet (Reichstein 1974), auf die übrigen Arten wird an anderer Stelle noch ausführlich einzugehen sein. Lediglich eine Art sei hier herausgegriffen, die Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus*), deren Auftreten unter den Kleinsäugerresten von Haithabu nicht zu erwarten war, da das heutige Verbreitungsgebiet der Art in Deutschland im Norden nur bis an den Rand des Mittelgebirges reicht.

## Material und Methode

Unter den in Haithabu gefundenen Resten rotzähniger Spitzmäuse (Soricinae) befanden sich fünf Schädel und drei Unterkiefer, deren Zugehörigkeit zur Gattung *Neomys* unschwer zu erkennen war. Die relativ geringe Größe der recht gut erhaltenen Funde, vor allem aber die niedrige Höhe des aufsteigenden Unterkieferastes zeigt an, daß uns hier nicht Schädel und Unterkiefer der zunächst zu erwartenden Wasserspitzmaus, sondern der Sumpfspitzmaus vorlagen (s. Abb. 1 u. 2).

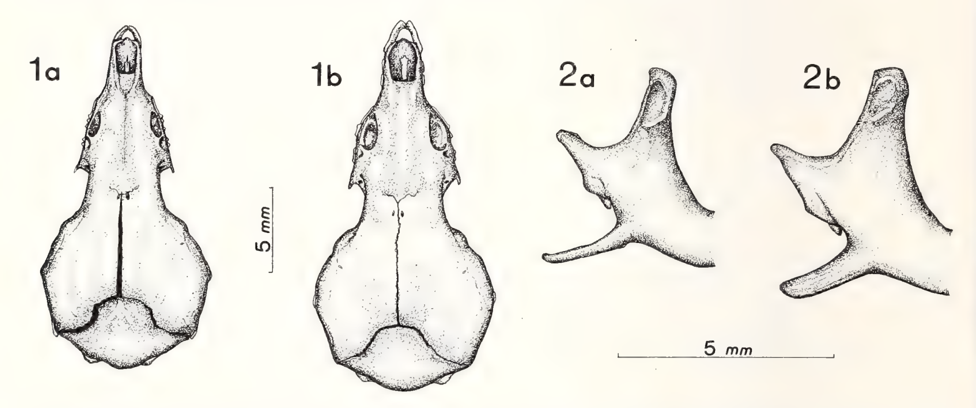



*Abb. 1.* a: Schädel von *N. anomalus*/Haithabu; b: von *N. fodiens*/Schleswig-Holstein. – *Abb. 2.* a: Mandibel von *N. anomalus*/Haithabu; b: von *N. fodiens*/Schleswig-Holstein

Um die Artbestimmung an den *Neomys*-Schädeln und den postcranialen Knochen abzusichern, wurde Gewöllmaterial von *fodiens* und *anomalus* aus dem Raume Fulda (vgl. Pieper 1978) und ganze Skelette und Bälge rezenter Wasserspitzmäuse aus Schleswig-Holstein (leg. Reichstein, Sammlung Inst. f. Haustierkunde, Kiel) zum Vergleich herangezogen. Dabei zeigte sich, daß außer den fünf Oberkiefern und den drei Unterkiefern folgende weitere Knochen *N. anomalus* zuzurechnen waren: eine rechte Scapula (Abb. 3), eine linke Ulna (Abb. 4), ein linkes Femur (Abb. 5) und zwei linke und eine rechte Tibia (Abb. 6). Die Unterscheidung erfolgte – wie bei den Kiefern – auf Grund der absoluten Größe. Mit der Möglichkeit einer Trennung beider Arten nach Skelettmerkmalen hat sich schon Brunner (1953) beschäftigt, außer Größenunterschieden aber weitere Kriterien nicht genannt. Die Bemühungen von Richter (1965) um eine Identifizierung von *anomalus* und *fodiens* beschränken sich auf die Ossa coxae.

Eine genaue Zeitbestimmung der Kleinsäuger aus den Brunnen von Haithabu ist nicht möglich. Ein „Datum ante quem liegt jedoch in der Zerstörung und Aufgabe Haithabus in der Mitte des 11. Jahrhunderts". (Reichstein 1974).

Gemessen wurde mit einem Wild-Binokular und dazugehörigem Okularmikrometer. Sämtliche Angaben erfolgen in mm.

[2] ein Femur.

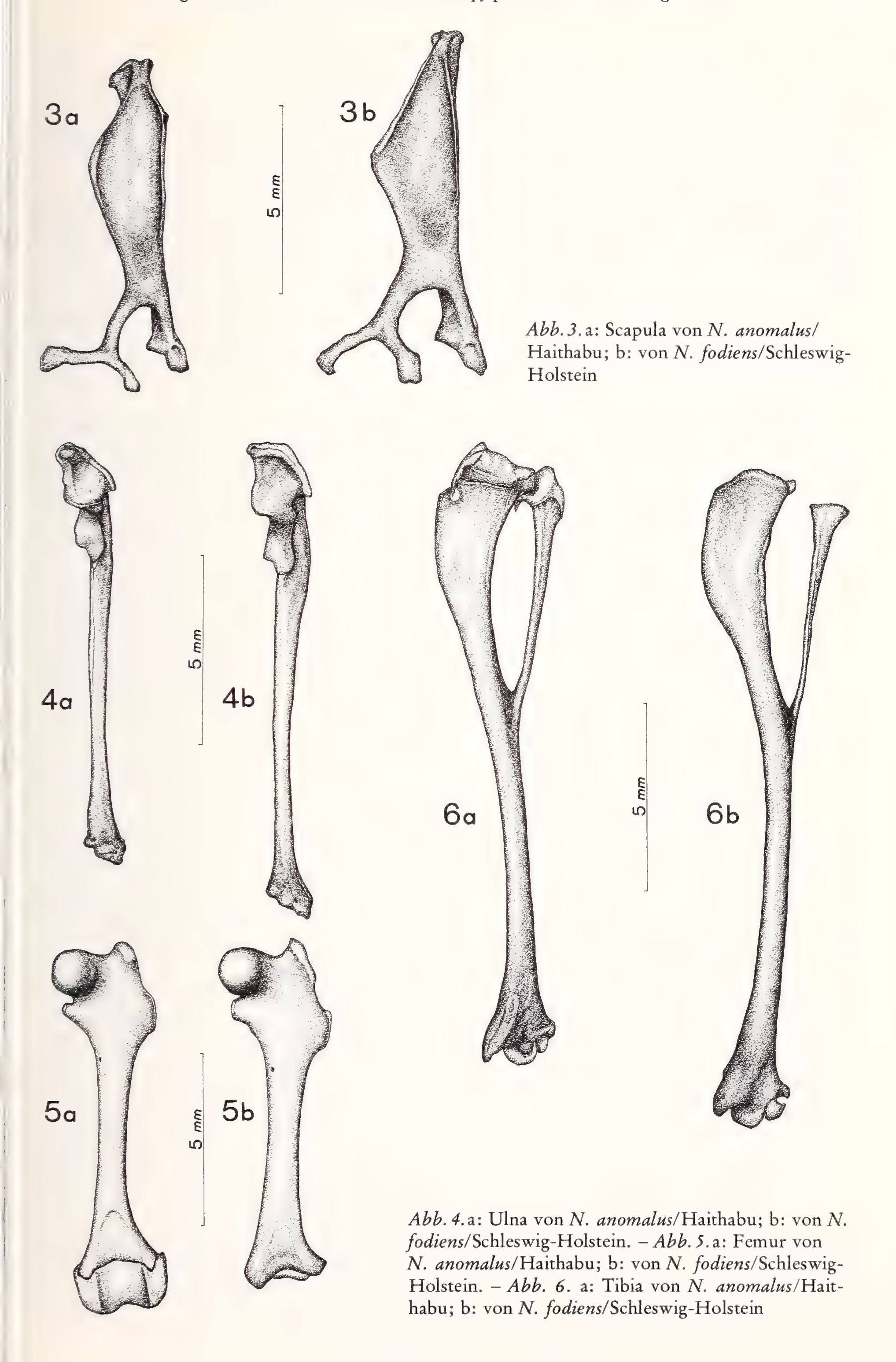



*Abb. 3.* a: Scapula von *N. anomalus*/ Haithabu; b: von *N. fodiens*/Schleswig-Holstein

*Abb. 4.* a: Ulna von *N. anomalus*/Haithabu; b: von *N. fodiens*/Schleswig-Holstein. – *Abb. 5.* a: Femur von *N. anomalus*/Haithabu; b: von *N. fodiens*/Schleswig-Holstein. – *Abb. 6.* a: Tibia von *N. anomalus*/Haithabu; b: von *N. fodiens*/Schleswig-Holstein

## Ergebnisse und Diskussion

### Tiergeographische Aspekte

Das Auftreten von *N. anomalus* im Fundgut der wikingerzeitlichen Siedlung Haithabu unterstreicht, daß diese Art früher in Europa weiter verbreitet war. Einen Hinweis darauf liefert auch ein isoliertes Vorkommen der Sumpfspitzmaus im nördlichen Polen (54°47′ N, 18°11′ E; Ruprecht 1971). Rzebik (1968) hält es für möglich, daß die aus England beschriebene jungpleistozäne Art *N. browni* Hinton, 1911 synonym mit *N. anomalus* ist. Allerdings bestehen bei der Deutung fossiler *Neomys*-Funde z. T. noch erhebliche Unklarheiten. So hat Rabeder (1972) den von Brunner (1952) beschriebenen *N. intermedius* als Synonym zu *N. anomalus* gestellt, während Schaefer (1975), ohne die Publikation von Rabeder zu nennen, *N. intermedius* als Subspecies aufrechterhält, jedoch *N. fodiens* zuordnet. Ob die in Schleswig-Holstein nachgewiesene Sumpfspitzmaus zur von v. Lehmann (1976) beschriebenen *N. a. rhenanus* zu stellen ist, kann auf Grund des geringen Materialumfanges naturgemäß nicht entschieden werden.

Rückzugsbewegungen von Kleinsäugern sind seit langem bekannt. Erinnert sei hier an die im frühen Postpleistozän in ganz Mitteleuropa verbreitete Nordische Wühlmaus (*Microtus oeconomus*), deren südliche Verbreitungsgrenze heute durch das Gebiet der DDR verläuft (v. Knorre 1961; Reichstein 1972). Noch in frühgeschichtlicher Zeit kam diese Art in Nordwestdeutschland vor, was durch Skelettfunde belegt wird, die bei Siedlungsgrabungen in Niedersachsen und Schleswig-Holstein freigelegt wurden (Requate 1955; Reichstein 1970, 1972). Weitere Beispiele für in historischer Zeit sich vollziehende Arealveränderungen liefern uns die Wimperspitzmäuse, *Crocidura leucodon* und *C. russula* (v. Lehmann und Brücher 1977), die Brandmäuse, *Apodemus agrarius* (Böhme und Reichstein 1966; Niethammer 1976) und die Hausratten, *Rattus rattus* (Becker 1978). Ein in jüngster Zeit entdecktes isoliertes Vorkommen von *Crocidura leucodon* in Schleswig-Holstein durch Reichstein und Bock (1976) unterstreicht Vermutungen von v. Lehmann und Brücher, wonach die Feldspitzmaus im „mittleren Westeuropa" im Rückgang begriffen ist.

### Metrische Daten

In Tabelle 1 sind die wichtigsten metrischen Befunde zusammengestellt. Daraus ist u. a. ersichtlich, daß die drei *Neomys*-Unterkiefer aus Haithabu Asthöhen von 4,0 mm, 4,0 mm und 4,1 mm haben, womit sie innerhalb des für *N. anomalus* kennzeichnenden Variationsbereichs liegen. Als Höchstwerte werden für Polen und die Bundesrepublik Deutschland 4,4 mm genannt (Ruprecht 1971; Bühler 1964), für Österreich, Ungarn und Rumänien 4,5 mm (Ruprecht 1971; Schmidt 1969). Verhältnismäßig große Asthöhen sind für die Sumpfspitzmäuse der Schweiz kennzeichnend; nach Angaben von Meylan (1967) schwanken die Werte zwischen 4,1 und 4,6 mm bei einer mittleren Asthöhe von 4,35 mm (n = 40).

Wie aus Abbildung 7 ersichtlich ist, sind die Unterkiefer von Haithabu auffallend kurz; mit Längen von zweimal 9,7 mm und einmal 10,0 mm liegen sie nicht nur unterhalb der Variabilität der zum Vergleich herangezogenen *N. anomalus* aus Fulda, sondern an der unteren Grenze der *anomalus*-Variabilität überhaupt.

Entscheidend für die Zuordnung der *Neomys*-Funde aus Haithabu zu *anomalus* ist natürlich nicht allein die Variationsbreite der Asthöhe bei der Sumpfspitzmaus, sondern auch die der größeren Wasserspitzmaus. Seit den Untersuchungen von Buchalczyk und Raczynski (1961) und den sich daran anschließenden weiteren Arbeiten zu diesem Thema wissen wir, daß die Höhe des Ramus mandibulae von *Neomys* zur Trennung der beiden Arten (etwa aus Eulengewöllen) herangezogen werden kann. Gelegentlich auftretende Überschneidungen (im Bereich zwischen 4,3 und 4,6 mm) hatten Bühler (1964) veranlaßt, durch Verknüpfung mehrerer Einzelmerkmale (Meßstrecken) zu einem Komplexmerkmal zu einer besseren

*Tabelle 1*

**Zusammenstellung der an den Knochenfunden von N. anomalus aus Haithabu abgenommenen Maße** (nach VESMANIS 1976)

| Schädel | CbL | ZB | GauL |
|---|---|---|---|
| 1 | 18,6 | 5,6 | 8,4 |
| 2 | 18,6 | 5,0 | 8,1 |
| 3 | 18,2 | 5,4 | 7,9 |
| 4 | 19,0 | – | 8,1 |
| 5 | – | 6,0 | 7,7 |
| **Mandibel** | **MdL** | **MdH** | **ZrL** |
| 1 | 9,7 | 4,0 | – |
| 2 | 9,7 | 4,1 | 5,5 |
| 3 | 10,0 | 4,0 | – |
| **weitere Skelettelemente** | **GL** | | |
| Scapula | 8,1 | | |
| Ulna | 10,9 | (mit prox. u. dist. Epiphyse) | |
| Tibia 1 | 14,8 | (mit dist. Epiphyse) | |
| 2 | 15,9 | (mit dist. Epiphyse) | |
| 3 | 16,4 | (mit prox. u. dist. Epiphyse) | |
| Femur | 9,4 | (mit prox. u. dist. Epiphyse) | |

CbL = Condylobasal-Länge; ZB = zygomatische Breite, GauL = Gaumenlänge;
MdL = Mandibellänge; MdH = Höhe des aufsteigenden Astes; ZrL = Zahnreihenlänge (ohne I1)
GL = größte Länge

Trennung zu gelangen (Diskriminanzanalyse). Der von ihm errechnete Trennwert liegt bei 18,43. Höhere Werte weisen nach BÜHLER auf *N. fodiens* hin, niedrigere auf *N. anomalus*.

Nachdem PIEPER schon 1966 Bedenken an der Allgemeingültigkeit dieses Trennwertes erhoben hatte (die von REMPE und BÜHLER 1969, allerdings zurückgewiesen wurden), besteht Anlaß, dieses Thema erneut kurz aufzugreifen, dies um so mehr, als das von BÜHLER entwickelte Verfahren zur Unterscheidung der beiden *Neomys*-Arten bereits Eingang in Handbücher (NIETHAMMER und KRAPP 1978) und Bestimmungsbücher (STRESEMANN/ANGERMANN 1974) gefunden hat.

Der Grund für eine nochmalige Erörterung liegt darin, daß ein erheblicher Teil der aus Schleswig-Holstein stammenden, zum Vergleich herangezogenen *N. fodiens* bei Verwendung des Komplexmerkmals als *N. anomalus*, also falsch bestimmt wird: 5 der 22 Tiere (= 22,7%) weisen Werte auf, die unter dem Trennwert von 18,43 liegen! (s. Abb. 8). An der Zugehörigkeit dieser 5 Schädel zu *N. fodiens* ist indessen nicht zu zweifeln, da auch das entsprechende Balgmaterial vorliegt.

Wie aus Abbildung 8 weiterhin ersichtlich ist, sind die aus dem Raume Fulda stammenden Exemplare beider Arten mit Hilfe des Trennwertes von BÜHLER tatsächlich richtig zugeordnet; andererseits wird deutlich, daß auch die Mandibelhöhe Trennwirkung besitzt: sie läßt nicht nur eine richtige Bestimmung des Materials aus Fulda zu, sondern auch die aller untersuchten *fodiens* aus Schleswig-Holstein. Tiere mit Werten über 4,4 mm sind *fodiens*, solche mit geringeren Abmessungen *anomalus*.

Mandibelhöhen von 4,4 mm bei *fodiens* sind in Mitteleuropa recht selten. BÜHLER (1964) führt ein Exemplar an, allerdings ohne nähere Fundort-Angabe. In sein Material waren u. a. auch Tiere aus der Tschechoslowakei einbezogen; wie aus der Arbeit von SCHMIDT (1969) hervorgeht, ist *fodiens* in slowakischen Populationen besonders klein, so daß hier auch Ex-

*Tabelle 2*

**Mandibel-Länge, Höhe des aufsteigenden Astes, untere Zahnreihen-Länge und Komplexmerkmal von Neomys anomalus und N. fodiens aus Schleswig-Holstein und Hessen**

| Art | Herkunft | n | min.-max. | Mandibel-Länge $\bar{x}$ | s | V |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Neomys anomalus* | Haithabu/Schl.-Holst. | 3 | 9,7/9,7/10,4 | – | – | – |
| | Umgebung von Fulda | 30 | 9,9–10,9 | 10,38 | 0,24 | 2,31 |
| *Neomys fodiens* | Schleswig-Holstein | 22 | 10,7–11,8 | 11,28 | 0,33 | 2,93 |
| | Kerzell, Kr. Fulda | 30 | 10,7–11,6 | 11,20 | 0,27 | 2,41 |
| | | n | min.-max. | Höhe des aufsteigenden Astes $\bar{x}$ | s | V |
| *Neomys anomalus* | Haithabu/Schl.-Holst. | 3 | 4,0/4,1/4,0 | – | – | – |
| | Umgebung von Fulda | 31 | 3,9–4,3 | 4,13 | 0,11 | 2,66 |
| *Neomys fodiens* | Schleswig-Holstein | 32 | 4,5–5,0 | 4,71 | 0,15 | 3,18 |
| | Kerzell, Kr. Fulda | 30 | 4,6–5,2 | 4,93 | 0,16 | 3,25 |
| | | n | min.-max. | untere Zahnreihen-Länge (ohne I 1) $\bar{x}$ | s | V |
| *Neomys anomalus* | Haithabu/Schl.-Holst. | 1 | –/5,5/– | – | – | – |
| | Umgebung von Fulda | 27 | 5,9–6,5 | 6,10 | 0,13 | 2,13 |
| *Neomys fodiens* | Schleswig-Holstein | 22 | 6,1–6,9 | 6,50 | 0,19 | 2,92 |
| | Kerzell, Kr. Fulda | 30 | 6,3–7,0 | 6,64 | 0,17 | 2,56 |
| | | n | min-max. | Komplexmerkmal X (n. BÜHLER 1964) $\bar{x}$ | s | V |
| *Neomys anomalus* | Haithabu/Schl.-Holst. | 1 | –/16,27/– | – | – | – |
| | Umgebung von Fulda | 27 | 16,62–18,26 | 17,23 | 0,39 | 2,26 |
| *Neomys fodiens* | Schleswig-Holstein | 22 | 17,82–19,74 | 18,94 | 0,53 | 2,80 |
| | Kernzell, Kr. Fulda | 30 | 19,27–21,02 | 19,98 | 0,49 | 2,45 |

Mittelwert ($\bar{x}$), Standardabweichung (s) und Variabilitätskoeffizient (V).

emplare mit Mandibelhöhen von 4,4 mm vorkommen. Tiere von dieser Größe in nördlicheren Teilen Mitteleuropas wären möglicherweise als junge *fodiens* zu erkennen.

Bei stärkeren Größenverschiebungen, sei es, daß *fodiens* kleiner wird oder aber *anomalus* größer, wie z.B. in Griechenland, ist immer mit einem erhöhten Prozentsatz von Fehlbestimmungen nach der Methode von BÜHLER zu rechnen. Diese Bemerkung soll jedoch nicht als prinzipielle Kritik an der Möglichkeit des Einsatzes von Diskriminanz-Analysen bei der Lösung von derartigen Bestimmungs-Problemen verstanden werden, sondern nur verdeutlichen, daß der geographischen Veränderung von Größe und Proportion bei der Berechnung von Trennfunktionen noch weit stärkere Beachtung geschenkt werden muß. So ergab die Untersuchung dalmatischer *anomalus* durch WITTE (1964) auch bei Mandibelhöhen von 4,4 und 4,6 mm noch Werte des Komplexmerkmales, die kleiner als 18,43 waren.

Die von PIEPER (1966) auf Grund theoretischer Überlegungen vermutete, begrenzte Bedeutung des Trennwertes von 18,43 hat sich somit bestätigt. Mit Hilfe eines neu zu errechnenden, niedrigeren Trennwertes ließen sich zweifellos auch in Schleswig-Holstein die beiden *Neomys*-Arten trennen. Daß REMPE und BÜHLER (1969) diese genannten Bedenken zurückgewiesen haben, liegt offenbar u.a. daran, daß ihre Überprüfung im wesentlichen auf süddeutschem Material basierte, welches auch die Hauptmasse der Originaldaten von BÜHLER (1964) ausgemacht hatte.

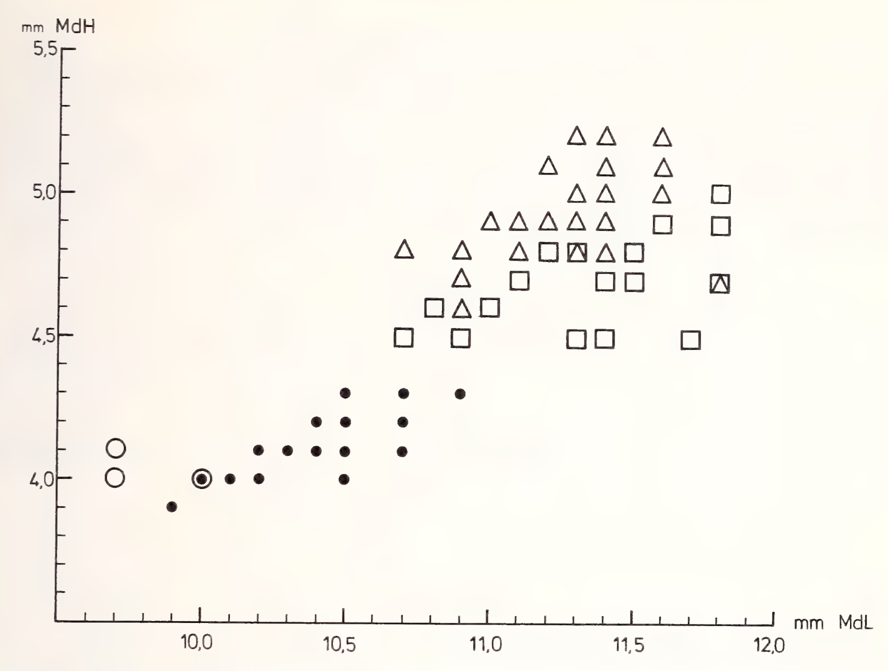



*Abb. 7.* Verhältnis von Mandibelhöhe (Mdh) zur Mandibellänge (MdL) bei *N. fodiens* und *N. anomalus* (Signaturen s. Abb. 8)

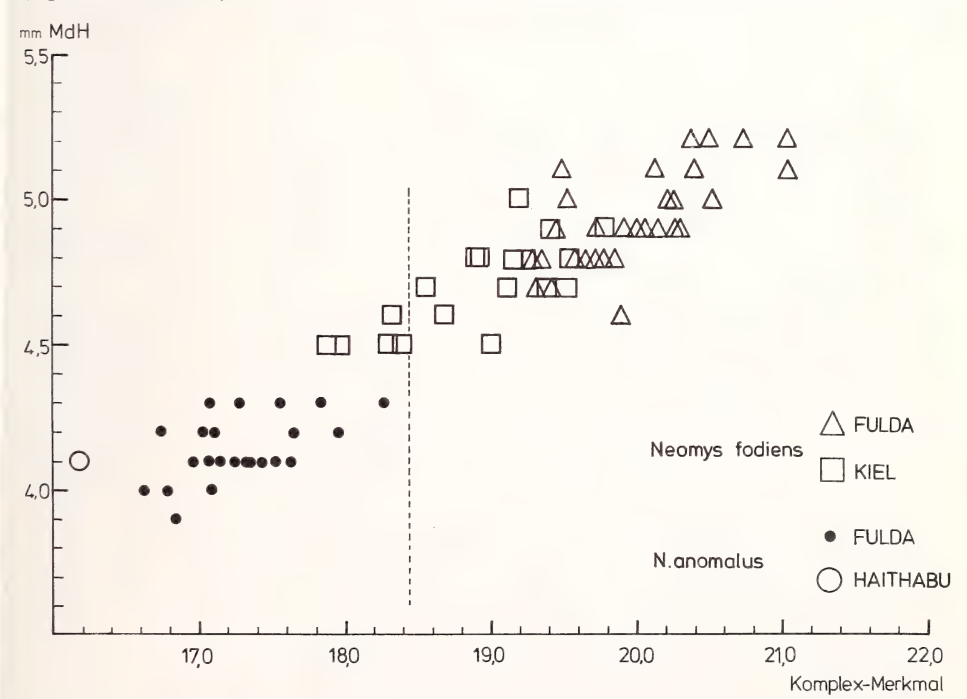



*Abb. 8.* Verhältnis von Mandibelhöhe (MdH) zum Komplex-Merkmal. --- = Trennlinie bei 18,43 (zur Unterscheidung von *N. fodiens* und *anomalus*, n. Bühler 1964)

## Zusammenfassung

Bei Ausgrabungen in Haithabu, einem frühmittelalterlichen Siedlungsplatz in Schleswig-Holstein (ca. 800–1066), wurden neben zahlreichen Kleinsäuger-Skelettresten auch Knochen von mindestens fünf Exemplaren der Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus*) gefunden. Es ist das der erste Nachweis im norddeutschen Flachland. Bestimmt wurden die Funde durch Vergleiche mit rezenten *N. fodiens* aus Schleswig-Holstein und Vertretern beider Arten (*fodiens* und *anomalus*) aus Hessen. Der von BÜHLER (1964) angegebene Trennwert zur Unterscheidung von *fodiens* und *anomalus* mit Hilfe eines Komplexmerkmales am Unterkiefer führte bei rund 23% rezenter Wasserspitzmäuse aus Schleswig-Holstein zu Fehlbestimmungen. Die Komplexwerte dieser Serie sind zum für *anomalus* typischen Bereich hin verschoben.

## Literatur

ANGERMANN, R. (1974): Säugetiere, Mammalia. In: Exkursionsfauna. Ed. by STRESEMANN, E. Berlin: Volk und Wissen.

BECKER, K. (1978): *Rattus rattus* – Hausratte. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Ed. by NIETHAMMER, J.; KRAPP, F. Bd. 1. Wiesbaden: Akad. Verlagsgesellschaft.

BÖHME, W.; REICHSTEIN, H. (1966): Zum Vorkommen und zur Verbreitung der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) am NW-Rand ihres europäischen Areals. Zool. Anz. **177**, 319–329.

BRUNNER, G. (1952): Die Markgrabenhöhle bei Pottenstein (Oberfranken). N. Jb. Geol. Paläont., Mh. **9**, 457–471.

— (1953): Zur Osteologie der Spitzmäuse 2: *Neomys, Beremendia, Pachyura.* Z. Säugetierkunde **17**, 93–101.

BUCHALCZYK, T.; RACZYŃSKI, J. (1961): Taxonomischer Wert einiger Schädelmessungen inländischer Vertreter der Gattung *Sorex* L., 1758 und *Neomys* Kaup 1829. Acta Theriologica **5**, 115–124.

BÜHLER, P. (1964): Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln – Gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. Z. Säugetierkunde **29**, 65–93.

ECKSTEIN, D.; SCHIETZEL, K. (1977): Zur dendrochronologischen Gliederung und Datierung der Baubefunde von Haithabu. Berichte über die Ausgrabungen in Haithabu **11**, 141–164.

HINTON, M. A. C. (1911): The British fossil shrews. Geol. Mag. **8**, 529–539.

JANKUHN, H. (1976): Haithabu. Ein Handelsplatz der Wikingerzeit. Neumünster: Wachholtz.

KNORRE, D. v. (1961): Zur Kleinsäugerfauna des Spreewaldes und seines südlichen Vorgeländes. Z. Säugetierkunde **26**, 183–187.

LEHMANN, E. VON (1976): *Neomys anomalus rhenanus* ssp. nova, die Sumpfspitzmaus des Rheingebietes. Bonner zool. Beitr. **27**, 160–163.

— BRÜCHER, H. (1977): Zum Rückgang der Feld- und der Hausspitzmaus (*Crocidura leucodon* und *russula*) in Westeuropa. Bonner zool. Beitr. **28**, 13–18.

LEPIKSAAR, J.; HEINRICH, D. (1977): Untersuchungen an Fischresten aus der frühmittelalterlichen Siedlung Haithabu. Berichte über die Ausgrabungen in Haithabu **10**, 9–140.

MEYLAN, A. (1967): Les petits mammifères terrestres du Valais central (Suisse). Mammalia **31**, 225–245.

NIETHAMMER, J. (1976): Die Verbreitung der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) in der Bundesrepublik Deutschland. Acta Sci. Nat. Brno **10**, 43–55.

— KRAPP, F. (1978): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1. Wiesbaden: Akad. Verlagsgesellschaft.

PIEPER, H. (1966): Über die Artbestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Fisherschen Diskriminanz-Analyse. Z. Säugetierkunde **31**, 402–403.

— (1978): Zur Kenntnis der Spitzmäuse (Mammalia, Soricidae) in der Hohen Rhön. Beitr. Naturk. Osthessen **13/14**, 101–106.

RABEDER, G. (1972): Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). Ann. Naturhist. Mus. Wien **76**, 375–474.

REICHSTEIN, H. (1970): Zum Vorkommen der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) in historischer Zeit in Schleswig-Holstein (Norddeutschland). Z. Säugetierkunde **35**, 147–159.

— (1972): Ein Nachweis der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) aus dem vorgeschichtlichen Nordwest-Deutschland. Z. Säugetierkunde **37**, 98–101.

— (1974): Bemerkungen zur Verbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus*, Linné, 1758) an Hand jüngerer Knochenfunde aus Haithabu (Ausgrabung 1966–69). Die Heimat **81**, 113–114.

REICHSTEIN, H.; BOCK, W. F. (1976): Die Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*) – eine für Schleswig-Holstein neue Säugetierart. Die Heimat **83**, 1–4.

REMPE, U.; BÜHLER, P. (1969): Zum Einfluß der geographischen und altersbedingten Variabilität bei der Bestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Diskriminanzanalyse. Z. Säugetierkunde **34**, 148–164.

REQUATE, H. (1955): Ein Fund von *Microtus oeconomus stimmingi* Nehring, 1899, aus dem 4. Jahrhundert auf der Insel Föhr. Säugetierkdl. Mitt. **3**, 123–124.

Richter, H. (1965): Die Unterscheidung von *Neomys anomalus milleri* Mottaz, 1907, und *Neomys fodiens fodiens* (Schreber, 1777) nach dem Hüftbein (Os coxae) nebst einer Mitteilung über neue Funde erstgenannter Unterart aus dem Erzgebirge und dem Vogtland und Ostthüringen. Säugetierkdl. Mitt. **13**, 1–4.
Ruprecht, A. L. (1971): Taxonomic value of mandible measurements in Soricidae (Insectivora). Acta Theriologica **16**, 341–357.
Rzebik, B. (1968): *Crocidura* Wagler and other Insectivora (Mammalia) from the quaternary deposits of Tornewton Cave in England. Acta zool. Cracov. **13**, 251–263.
Schaefer, H. (1975): Die Spitzmäuse der Hohen Tatra seit 30 000 Jahren (Mandibular-Studie). Zool. Anz. **195**, 89–111.
Schmidt, E. (1969): Über die Koronoidhöhe als Trennungsmerkmal bei den *Neomys*-Arten in Mitteleuropa sowie über neue *Neomys*-Fundorte in Ungarn. Säugetierkdl. Mitt. **17**, 132–136.
Vesmanis, I. E. (1976): Vorschläge zur einheitlichen morphometrischen Erfassung der Gattung *Crocidura*, Insectivora, Soricidae als Ausgangsbasis für biogeographische Fragestellungen. Abh. Arbeitsgem. tier- u. pflanzengeogr. Heimatforschung Saarland **6**, 71–78.
Witte, G. (1964): Zur Systematik der Insektenfresser des Monte-Gargano-Gebietes (Italien). Bonner zool. Beitr. **15**, 1–35.

*Anschriften der Verfasser:* Dr. Harald Pieper, Landesmuseum für Vor- und Frühgeschichte, Archäologisch-Zoologische Arbeitsgruppe, Schloß Gottorf, D-2380 Schleswig; Dr. Hans Reichstein, Institut für Haustierkunde, Universität Kiel, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel

# Gestation period and parturition of the ringtail Bassariscus astutus (Liechtenstein, 1830)

By I. Poglayen-Neuwall and Ingeborg Poglayen-Neuwall

*Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona and Department of Birds and Mammals, Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson*

*Receipt of Ms. 30. 7. 1979*

## Abstract

Studied the gestation period and parturition of *Bassariscus astutus*. Six ♀♀ were observed and their reproductive behavior was recorded. Both sexes reach sexual maturity at the age of approximately 10 months. The annual breeding season extends from February into May, with the majority of matings taking place in April. The ♀ is receptive during a 24-hour period only, which coincides with the peak of the estrous swelling of her vulva. If conception has occurred, vulval swelling commences again a few days after the termination of the estrus cycle and shows another peak at the time of parturition. Thus recurring vulval swelling is an indication of pregnancy in addition to mammary development and increased abdominal girth.

The gestation period in this species varies from 51 days and 8 hours to 53 days and 14 hours, and parturition may last from 85 to 126 minutes. This is the shortest gestation period among Procyonidae.

No post-partum estrus with copulations has been observed even after the loss of neonate young.

## Introduction

The ringtail (*Bassariscus astutus*) is the one genus of the family Procyonidae whose gestation period has remained unknown. Also there exists no published description of the parturition in this species.

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4502-0073 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 73–81
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

*Bassariscus* being a geologically, virtually unchanged form since the late Tertiary may serve as a hypothetical model for physiologically and behaviorally more primitive ancestors of modern Procyonidae.

To this end the authors have strived since 1971 to assemble as large a number of ringtails as practical, covering all ages and including two different races in order to investigate all aspects of their behavior and physiology that can be researched under conditions of captivity. This research is still in course.

## Material and methods

Eight ♂♂ and ten ♀♀ ringtails were maintained over periods of up to three and one half years in outdoor cages and their behavior and breeding biology were investigated.

The gestation periods were determined in the following manner: at the approach of the breeding season, beginning in early March, each ♀ was visually inspected daily for morphological and behavioral changes indicating estrus. When vulval turgidity was noted in an animal, the particular pair was watched every evening until about midnight and their general behavior was recorded. The cages were illuminated by 100 W red lights to facilitate observation without disturbing the animals. A typical staccato mating chitter, audible up to a distance of about 40 m was uttered by the ♀♀ in all nine copulatory episodes. This vocalization was also observed by Bailey (1974). The colony of ringtails was set up in enclosures within hearing distance of the authors' home in N. E. Tucson. Each pair of ringtails was housed in a cage of 2 × 2 × 2 m. During the winters 1977/78 and 1978/79 ♂♂ were kept in individual cages without visual or olfactory contact with the ♀♀; this was done in an attempt to simulate a situation suspected to occur in most cases in the wild, and hoping that this would enhance breeding in the following spring.

Copulations of any given pair took place within a period of 24 hours or less. Bailey (1974) found one case when they extended over 36 hours. In two cases ♂♂ were removed 24 hrs. after copulations had taken place, in one case 3 days later, in one case the ♂ remained with the pregnant ♀ through parturition, and in all other cases the ♂ was removed 3 to 5 weeks after copulations had occurred. On days and nights when copulations occurred and on the day afterwards a watch around the clock was maintained.

## Results

### Gestation periods[1]

Female No. 1 (♀ 1), *Bassariscus astutus arizonensis*, at least 7 years old, six of which it spent in captivity, was mated with a ♂ *B. a. arizonensis*, taken in January 1976 as an adult within the city limits of Tucson. This ♀ gave birth to a litter on 29 May 1978, after a gestation period of 52 days. Parturition was not observed and only one mutilated young was found after an absence of 2 hrs. by the observers. Birth must have taken place between 14.00 and 16.00 hrs.

A two-year old, captive-born, mother-raised ringtail, (♀ 2), *B. a. flavus*, gave birth to a litter of three (1 ♂, 2 ♀♀) on 18 June 1977, after a gestation period of 51 days, 11 hrs. Its mate was a *B. a. arizonensis* of unknown age, captured in Tucson in October 1975. On 2 June 1978 this same pair had s second litter consisting of 2 ♂♂ and 2 ♀♀ after a gestation period of 51 days, 8 hrs. A third litter of 3 ♀♀ was born on 11 June 1979, after a gestation period of 51 days, 4 hrs.

A female (♀ 3), *B. a.flavus*, wild-born, hand-reared and received in March 1976 at the age of 22 months, had to undergo removal of a litter by cesarian section on 15 June 1978, after a pregnancy of 53 days and 14 hrs. The two fully developed live ♂ young weighed 30.3 g and 29.2 g. The placenta weighed 15.4 g and 9 g respectively. This ♀ had a second litter of two (♀, ♂) on 10 July 1979, after a gestation period of 52 days, 4 hrs. The sire was in both cases a *B. a. arizonensis* which was trapped in the foothills of the Sta. Rita Mts., south of Tucson, in November 1975.

A wild-caught, pregnant female (♀ 6) *B. a. arizonensis*, trapped in May 1978 in the Chiricahua Mts., S. E. Arizona, had a litter of 3 ♀♀ on 1 June 1978. This ♀ was paired in 1979

[1] All gestation periods are calculated from the time of the last copulation.

with a ♂ *B. a. arizonensis*, taken as a juvenile (testes had not yet descended) in 1978 near the base of Picacho Peak, west of Tucson, and at the time of mating (16 April 1979) approx. 10 months old. Two ♂♂ and 1 ♀ were born to this ♀ on 8 June 1979, after a gestation period of 52 days, 5 hrs.

Two of the three ♀ young (♀ 7 and ♀ 8) born to ♀ 6 in 1978 had their first estrus cycle in 1979 and both were bred by the mate of ♀ 2. Parturition of ♀ 7 was not observed but must have taken place on 24/25 June 1979 after a gestation period of little over 51 days, judging from the fresh blood smears in the nest box. An unknown number of young were born and immediately consumed by one or both ♀♀ 7 and 8 which were kept together. Two young were born to ♀ 8 on 26 June 1979 between 2.00 hrs. and 4.00 hrs., after a gestation period of 52½ days. These young disappeared a few hours later.

## Parturition

Because of the lack of literature information on observed parturitions and the variability of behavior and duration of this process, all episodes will be described in appropriate detail.

Initial labor was characterized in all instances by periodic chittering, extreme restlessness and licking of the vulva. This stage lasted from 15–54 minutes. Series of staccato chitter occurred on the average every 1–3 min. and lasted from 0.5 sec. to 4 min. There were about 4–5 bursts per sec. Restlessness was manifested by frequent changes of position inside the nest box (circling, rolling onto back and stance with arched back). Rather infrequently an animal left the nest box, ran along branches and rapidly paced on the cage floor. This stage corresponds to the "preparation of birth" as classified by NAAKTGEBOREN and SLIJPER (1970). It immediately precedes actual labor, the "dilation period". However, the transition was always so subtle, the end of one phase and the beginning of the other impossible to determine. At times the preparatory phase was quite brief or appeared to be absent altogether. For these reasons it was deemed convenient to disregard any real distinction between the preparatory and dilation phases in this species.

In time licking over the genital area intensified; for this purpose the animal was positioned on her lower back, tail laid forward between the hind legs and one or both hind legs stretched forward or one forward and one up. At the same time the animal braced herself with one foreleg on the ground while the other was raised. No copious amounts of birth fluids or any discharge of blood (beyond a drop or two) were ever noticed. During this stage there were no visible contractions. These were also difficult to observe later during the birth process. The strain of labor, however, was clearly expressed by the volume and duration of the chitter. Ac-





Ringtail during parturition. *a (left):* ♀ uttering chitter vocalizations; head of fetus protruding from vaginal orifice; *b (right):* ♀ grooming neonate and genital area. Young is searching for teat

tual expulsion of fetuses lasted from 2–47 min (n = 13, $\bar{x}$ = 14 min). The interval between the expulsion of the fetuses ranged from 7–49 min (n = 10, $\bar{x}$ = 24.4 min). Placentophagia took 1–3/4 to 4–1/2 min.

*Case 1, ♀ 2 (primiparous), 18 June 1977*

7.11 h: onset of labor.
7.48 h: forceful chitter; ♀ sits on lower back with hind legs stretched forward, head of fetus emerged.
7.55 h: ♀ grasps head of fetus with teeth and pulls out fetus with placenta attached; eats placenta.
7.58 h: young vocalizes for the first time; ♀ cleans herself around vulva and licks young. She touches young twice with hand.
8.00 h: ♀ grooms her back, emits clucking vocalizations directed at the observer and pulls young with hand close to her abdomen and curls around it.
8.08 h: ♀ chitters, becomes restless again.
8.12 h: strong chitter of ♀; head of second fetus appears in vaginal orifice. No visible contractions.
8.16 h: fetus and placenta glide out.
8.22 h: second young vocalizes.
8.24 h: first-born young holds briefly on to teat with its mouth.
8.35 h: second young is nursing.
8.37 h: ♀ chitters; onset of renewed labor.
8.40 h: strong chitter; fetus is expelled (mode of presentation uncertain).
8.45 h: afterbirth is expelled and consumed. Now follows a prolonged period of autogrooming of the ♀ and occasional grooming of the young by the mother.

*Case 2, ♀ 2 (second litter), 2 June 1978*

10.00 h: onset of labor.
10.15 h: several contractions and forceful chitter; tail of fetus emerging. Vigorous licking by the ♀ removes birth membranes (which are swallowed) and contributes in extracting the fetus.
10.17 h: fetus is expelled. ♀ licks young which vocalizes, then bites off umbilical cord. ♀ licks her vulva intensively, then grasps young with mouth around head-neck-shoulder region and deposits it with one hand against a teat. Young nuzzles abdomen of ♀ with shaky lateral movements of the head.
10.33 h: strong chitter of the ♀ alternating with clucking vocalizations. She rolls over onto her back, both hind legs are stretched out, and bends forward to reach and consume the protruding placenta.
10.46 h: very loud chitter, four contractions at 10 sec. interval; licking over vulva; tail of fetus protruding. Vigorous licking continues.
10.48 h: young is free. ♀ cleans young and her genital area.
10.51 h: alternating chitter with straining and licking.
11.00 h: placenta is expelled and devoured.
11.03 h: ♀ chitters, is restless and changes position frequently. The young vocalize and are retrieved with a hand as the ♀ circles.
11.06 h: forceful chitter of ♀, much vulval licking and straining; ♀ stands up . . . tail and hindquarters of third fetus are free. Strong movements of fetus . . . arms and forebody are free, head is still inside vagina.
11.08 h: ♀ strains and expells the fetus completely.
11.09 h: two contractions; afterbirth is expelled and eaten at once. ♀ settles in lateral "halfmoon" position, licks the young, her anogenital region and the base of her tail. She cleans her face with both hands simultaneously (bilateral head wiping of rodents, felines, viverrids and marsupials) and arranges the young close to her abdomen. Two of the young have already found the teats and hold on to them intermittently.
11.21 h: strong chitter of ♀ and three contractions.
11.22 h: head of fetus visible in extended vaginal opening.
11.23 h: fetus is partially expelled, except for hind legs and tail.
11.26 h: ♀ licks intensively over fetus and umbilical cord. She stands up, circles, sits down on her lower back, grasps the partially extruded fetus with both hands and positions it with its head against her abdomen.
11.37 h: forceful chitter of ♀; fetus and placenta are expelled simultaneously; the latter is consumed immediately and the cord is severed. Autogrooming around vulva. ♀ circles once more, assumes later halfmoon position around young, which she assembles with her hands and/or mouth; some of the young suckle and all are cleaned by the ♀.

### *Case 3, ♀ 2 (third litter), 11 June 1979*

8.29–9.19 h: repeated chitter (11 sequences from 2–180 s) indicating labor.
9.20 h: head of fetus appears in vaginal opening.
9.30 h: ♀ grasps fetus with teeth around head and pulls it out.
9.33 h: placenta is expelled and consumed.
9.43 h: three-minute sequence of chitter. Tail and hind legs of second fetus appear in vaginal opening. The fetus is oriented with its spine toward the ♀'s spine.
9.46 h: chittering continues, the fetus is pressed out to its pelvic region.
9.47 h: young is expelled completely.
9.48 h: placenta is expelled and placentophagia commences.
9.51 h: after one min. of chittering the third fetus appears, occiput first, with the same orientation to the parturient ♀ as the second fetus.
9.54 h: fetus is pressed out to its pelvis and a few seconds thereafter is completely free; the placenta follows immediately, is consumed by the ♀ and the umbilical cord is severed close to the abdomen of the neonate.
9.56 – 10.0 h: intensive licking of young and perigenital area of ♀.
10.01 h: ♀ pulls two young, one at a time, with the mouth to her groin and retrieves the third young with her hand, also placing it next to the mammary area. The ♀ then curls latero-ventral around the young, her tail forming a semi-circular, protective barrier, insurmountable for the young.

It could not be observed when these young suckled for the first time. No blood was seen during labor/expulsion. Small amounts of amniotic fluid discharged intermittently were licked off the vulva and the floor of the nest box.

### *Case 4, ♀ 3, 10 July 1979*

3.10–3.27 h: during this "preparatory phase" the ♀ utters frequent series of low level chittering (10 sequences from 0.5 s to 50 s).
3.27 h: ♀ leaves birth box briefly to inspect sleeping box 60 cm away (openings face each other). She utters 2 chitter sequences of 50 s and 60 s at a somewhat higher volume.
3.30–3.48 h: the ♀ grows progressively restless, utters 23 chitter sequences but remains in birth box.
3.48 h: ♀ licks her vulva, ♂ joins ♀ for a few s in birth box.
3.49–3.57 h: ♀ alternating licking of vulva, chittering and circling.
3.57 h: ♀ licks intensively over vulva; leaves box and moves onto adjacent resting shelf . . . head of fetus appears in vulva. 48 s later about half of the body length of the fetus is protruding.
3.58 h: ♀ grasps fetus between jaws around the middle of the body and jerks it out. She now carries the young into the birth box and stays with it for about 30 s.
4.00 h: ♀ climbs down to cage floor, approaches ♂ and sniffs it nose to mouth, then anally and follows ♂ around the cage. No agonistic intentions are recognizable.
4.02 h: ♀ returns briefly to birth box, leaves again after a few sec. and follows ♂.
4.04 h: ♀ grasps young with teeth and carries it into sleeping box. She then commutes thrice between sleeping box and birth box with young in mouth, runs along branches and finally deposits young in sleeping box but leaves it right away.
4.10 h: ♂ enters sleeping box and leaves 5 s later.
4.11 h: ♀ marks on horizontal branch with "perineal drag", climbs to floor and intensively sniffs at placenta (which had torn and dropped to the floor) but does not consume it. She then follows the ♂ again sniffing it anally.
4.13 h: both ♂ and ♀ commute three times between the boxes; the ♀ returns to the placenta (weight: 7.2 g) and sniffs at it for 40 s.
4.23 h: ♀ marks on same spot of branch as previously by lowering and touching it with her perineal region.
4.25 h: ♀ enters birth box and begins to chitter very forcefully (6 sequences). She licks over her genital area and circles on the spot.
4.33 h: two chitter vocalizations and several contractions: tail and hind feet of second fetus protrude from vaginal orifice. ♀ chitters again, pivots on the spot and licks fetus.
4.37 h: fetus is expelled more than midway. ♀ chitters on and off.
4.46 h: fetus is free.
4.47 h: 30 s: placenta is expelled and ♀ commences to consume it. ♀ makes no effort to clean or nurse the second young either.
4.52 h: ♀ leaves birth box and runs around cage.
4.59 h: ♀ returns to birth box, licks young briefly and licks intensively over her vulva. First-born young lies all the while unattended in the sleeping box. ♀ leaves box 20 s later, approaches ♂ and grasps him with the teeth by the skin of the nape trying in vain to "retrieve" him into birth box.

5.05 h: ♂ follows ♀ into birth box where he remains with ♀ and second young until 5.22 h.
5.23 h: observer recovers first young from sleeping box. The young, a ♀, has a deep puncture wound on the rib case, it is cold and hardly moves.
5.28 h: ♂ and ♀ join in sleeping box.
6.45 h: parent animals are still in sleeping box (where they will remain until dusk). It is therefore decided to remove the second young, a ♂, for hand-rearing as well. This young has a bloody, superficial tooth mark on the skull above the eye.

The ♂ has never actively interfered with the birth process or with the young, although his mere presence could have influenced the behaviour of the ♀, and caused a stress situation detrimental to the survival of the young. The ♂ is not tolerated by all pregnant ♀♀ up to (and perhaps beyond) parturition. E. g. ♀ 2 showed increasingly aggressive behavior toward her mate, beginning about 4 weeks postcopulam, and one week later the ♂ had to be removed.

*Case 5, ♀ 6, 1 June 1978*

4.30 h (early dawn): onset of labor evidenced by loud staccato chitter. While it was not possible to observe this shy ♀ closely, duration of labor and moments of individual births can be deducted from the volume and duration of the chitter vocalizations. Thus initial labor may have taken from 4.30 till 5.29 h (54 m), at which point the first young was expelled. The second young was probably born at 5.50 h, the third young by 6.30 h and the last placenta was passed at 6.36 h.

*Case 6, ♀ 6 (second litter), 8 June 1979*

3.30–9.35 h: 27 bouts of chitter vocalizations are recorded, individual sequences lasting up to 4 m. While uttering these vocalizations the ♀ remains exposed on the top of her nest box or crouched on a branch. No contractions can be discerned during what may be identified as "preparatory phase".
8.20 h: ♀ enters the nest box and so withdraws from observation[2].
8.55 h: a check by the observer reveals the absence of any young.
9.45 h: parturition (expulsion) is in course; the last of 3 young (2 ♂♂, 1 ♀) is born at 10.58 h.

Because of the extended, poorly defined preparatory phase and the uncertaininty about the beginning of actual labor, the duration of this parturition must remain undetermined.

## Discussion

Pregnancy becomes recognizable when teats begin to swell and the areolas become somewhat enlarged, bare of hair and elevated. This is noticeable about 20 days before parturition. The increase in girth of the abdomen is very gradual, at around 35–40 days after copulation it becomes conspicuous in many cases and the animal then moves with less agility. We found no definite correlation between degree of distension of the abdomen and number of fetuses. Until this time the gestation period of this North American carnivore was only a matter of conjecture. Davis (1960) assumes the pregnancy to last 45–50 days. Löhmer (1976) reports a gestation period of "about 61 days". He later (pers. comm.) explained this statement as his mistaken interpretation of the text in Richardson's (1942) paper. J. H. Kaufmann (pers. comm.) recounts the following observations on his Texas ringtails, which he kept for several years in the laboratory at the University of Florida in Gainesville: "In 1969 my oldest ♀ gave birth to one young on 15 May but ate it after 6 days. The ♂ was replaced in her cage at that time . . . On 14 July she gave birth to two young which were successfully raised." This would indicate a gestation period of no more than 54 days as well as demonstrate that in excepetional cases ringtails may have a post-partum estrus.

No post-partum estrus was observed in ♀ 2 which lost her young of the 1977 season just 24 h after parturition and again in 1978 when the young were removed 48 h post-partum. Neither was there a post-partum estrus in ♀ 3 after her cesarian section in 1978 nor after the

[2] In several instances a nest box was used with an acrylic top and side which allowed observation of the birth process occurring inside the box. The side was hinged like a door and could be opened for even better observation and photography.

removal of the young only hours after parturition in 1979. Furthermore no post-partum estrus was recorded for ♀♀ 7 and 8.

A ♀ *B. a. arizonensis* trapped on 7 March 1979 in the foothill region of the Sta. Catalina Mts. showed conspicuous vulval swelling at the time of capture, which continued through partuirtion until 25 days post-partum. This may indicate a (weak ?) post-partum estrus in this ♀. A ♂ trapped in the same place within 24 h of the ♀, showed no sexual interest in this ♀ at any time. The litter of this ♀ (1 ♂, 3 ♀♀) which was born between 8.00 and 10.00 h of 19 April in the presence of the ♂ (which showed no aggression toward the new-born young) was removed upon discovery. This seems to be the earliest birth on record for the state of Arizona.

An interesting observation relative to the gestation in this species deserves mention: as a rule hormone-induced morphological changes of the vulva are indicative of the mammalian estrus period and subside at the end of the cycle whether or not conception has taken place. However, in *Bassariscus astutus*, when conception has occurred, vulval swelling will invariably recur several days after the termination of the cycle. For ♀ 2 swelling recurred at the 7th day after the end of the cycle or 23 days before parturition. For ♀ 3 vulval swelling occurred at 4 days or 32 days before parturition. For ♀ 6 the new swelling started at 18 days or 21 days before parturition; for ♀ 7 at 21 days post-cycle, or 22 days before parturition. For ♀ 8 it was noted at 14 days or 25 days before parturition. This second swelling reached climax at the time of parturition and the vulva assumed anestrous proportions again 5 days post-partum (♀ 2, ♀ 3), 7 days post-partum (♀ 7), 8 days post-partum (♀ 2, ♀ 8) and 11 days post-partum (♀ 3).

The second vulval swelling, consequently, is a result of successful conception, and is as reliable in this species as the extension of teats, enlargement of mammary glands and distension of the abdomen.

It shall be noted that in some mustelids, vulval swelling may persist far beyond the normal duration of estrus if no conception occurs (Poglayen-Neuwall 1975).

Any visual perception of the ♀'s swollen vulva by the ♂, if it does occur, is limited and confined to the estrus period when the ♂ stays near the ♀, when the ♀ voids, or the ♂ sniffs her genital area. There is little doubt that the ♂ receives primarily olfactory cues. Pheromones may emanate from glands in the vulva/vagina region and from the anal glands; these pheromones are mixed with urine and scats as well. It can be assumed that also during the period of the second vulval swelling pheromones are released from this particular area. There are several interpretations possible of this phenomenon:

a. The olfactory message conveyed could mean to a ♂ "this ♀ is already pregnant, stay away". This would be in line with the findings of Toweill (unpubl. ms.) who radio-tracked 3 ♂♂ and 5 ♀♀ (incl. 3 pregnant ♀♀) in the Edwards Plateau region of Texas. While ♂ home ranges overlapped those of ♀♀, he did not observe adult animals to den together at any time. The ♀♀ were caring for their offspring apparently unaided by the ♂♂. Also Grinnell et al. (1937), Parkinson (cit. in Grinnell et al. 1937) and Trapp (1978) report communal denning only for a ♀ with young or siblings after social weaning from the mother.

b. Pheromones released could reinforce an existing bond between a "mated pair" and thus keep the ♂ near the ♀ during gestation. This would make biological sense only if the swelling would extend much beyond the time of parturition, especially if the presence of the ♂ would benefit the young by his contributing to their provisioning and protection. There is no conclusive evidence that this is the rule in the wild, neither has it ever been observed under conditions of captivity. Notwithstanding the above statement there are two reports that hint that ♂ and ♀ may stay together through the mating season and during the development of the young in some cases. The cabin of Fry (1926) in the Sequoia National Park, California, was adopted in late May by a pair of ringtails, where the ♀ subsequently had a litter of three. For 3 days the mother would not permit the ♂ to come near the young but later the family occupied one bed. When the kittens were 3 weeks old the parents began to bring in food and at the age

of 8 weeks the young accompanied their parents on nightly hunts. LEMOINE (1977) who studied ringtails in Trinity Co., California, tells of a ♂ denning in an attick with a ♀ and her young. Occasionally, this ♂ accompanied ♀ and young on foraging trips. This pair bond lasted for several years.

TRAPP (pers. comm.) recounts an observation relevant to the relationship of a ♂ and a gravid ♀ he captured during 2 consecutive nights in the same location using the same trap. The animals were fully compatible from the start, sharing the same nest box. They had free run of the house. When the ♀ gave birth, she kept the ♂ at bay for about 2 weeks. He then joined mother and young and was allowed to share the nest box with the young even while the ♀ was in another part of the house, until the time of his release which happened prior to weaning of the young. Thus unfortunately no observations were possible to ascertain whether or not the ♂ would have participated in providing the young with food.

The results of an investigation of ringtail ecology and movement in the Zion National Park, Utah, with the help of radio telemetry, by TRAPP (1978), were not dissimilar to those obtained by TOWEILL in Texas (1976) where ranges and denning habits of ringtails are concerned: range overlap of ♂♂ with those of ♀♀, animals denning singly.

Another report by TRAPP (pers. comm.) tells of a ♀ and a ♂ ringtail which often visited a feeding station at a cabin near Bryce National Monument, Utah, during a period of nearly 8 years. Sometimes the animals (individually identifable) arrived together, at other times separated by a few minutes and at times only one of them would show up. The ♀ also brought her young of the year along on many occasions. This, however, represents no proof that there actually was a permanent association between the ♂ and the ♀ and her young. The ♂'s range could have overlapped that of the ♀ and he could have discovered the feeding station independently.

c. Since ringtails mark with urine (POGLAYEN-NEUWALL 1973) and also mark trails and boulders near denning sites with their scats (GRINNELL et al. 1937; TRAPP 1978), probably containing secretion of the anal glands, all kinds of olfactory information should be conveyed by these means during and outside the breeding season. It is difficult to grasp the function of yet another pheromone from the genital tract which would seem an unnecessary triplication. Perhaps the explanation is a much simpler one and the vulval swelling during gestation in this species is associated with hormonal changes only and has no special communicative function at all. KLEIMAN (pers. comm.) arrives at the same conclusion for the lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*) where the ♀♀ often show a "false" estrus in the middle of pregnancy which KLEIMAN believes to be a manifestation of changing hormonal status with no social significance.

The North American ringtail has the most rigidly defined breeding season among the 3 seasonal breeders of the procyonids (*Bassariscus, Procyon, Nasua*) with only rarely a postpartum estrus. Its tropical relative, *Bassariscus sumichrasti*, has been noted to have estrus periods in winter, spring and summer, although late winter appears to be the main breeding season (unpubl. pers. observ.). The fixed seasonal breeding season combined with the shortest gestation period among the Procyonidae assures that the gravid ♀ is physically handicapped for only a brief period, and that the young are consistently born in late spring/early summer when food is plentiful, both of definite survival value.

**Acknowledgements**

The Arizona Department of Game and Fish gave permission to trap ringtails within this state, for which we are very grateful. We wish to thank Mrs. LINDA MANKEL (Phoenix, Az.) and Mrs. VONA BATES (Golden, Colo.) and the Arizona-Sonora Desert Museum (Tucson, Az.) for making available specimens for this study. We thank Dr. YAROSLAW PETRYSZYN, University of Arizona, for critically reading the manuscript.

**Zusammenfassung**

*Tragzeit und Geburt beim Katzenfrett (Bassariscus astutus)*

In vorliegender Arbeit wurde über 9 Tragzeiten von 6 nordamerikanischen Katzenfretts berichtet, die von 51 Tagen, 8 Stunden bis zu 53 Tagen, 14 Stunden, berechnet von der letzten Kopulation, betrugen. Die Tragzeit dieser Art ist somit die kürzeste innerhalb der Familie Procyonidae.

Beide Geschlechter erreichen Sexualreife im Alter von ungefähr 10 Monaten. Kopulationen fanden in Perioden von 8–24 Stunden statt. Eine Lautgebung der ♀♀, charakteristisch für Paarung sowie Geburtsverlauf, wurde beschrieben. Nach Abklingen der Ödematisierung der Vulva am Ende des Östruszyklus folgt bei Konzeption eine zweite Periode der Vulvaschwellung, zu deren Höhepunkt, etwa 21–32 Tage nach ihrem Beginn, die Geburt stattfindet.

Insgesamt wurden 11 Würfe verzeichnet. Von 9 dieser Würfe wurde die Zahl der Jungen bestimmt. Unter den Würfen befanden sich 3 Zwillings-, 4 Drillings- und 2 Vierlingsgeburten. Das Geschlechterverhältnis war 9 ♂♂ und 15 ♀♀; von 2 Jungen blieb es unbekannt.

Es wurden 6 Geburtsvorgänge an 3 Tieren vollständig oder teilweise beobachtet. Davon dauerten fünf 85, 94, 97, 97,5 und 126 Minuten. Junge wurden in Kopfendlage wie auch in Steißendlage innerhalb desselben Wurfes geboren. Mit Sicherheit wurden 6 Kopfgeburten und 5 Steißgeburten erkannt.

Zu einem post-partum Östrus mit Kopulationen kam es auch bei Verlust von neugeborenen Jungen nicht.

**Literature**

Bailey, E. P. (1974): Notes on the development, mating behavior and vocalization of captive ringtails. Southwest Nat. **19**, 117–119.

Davis, W. B. (1960): The mammals of Texas. Texas Game and Fish Comm. Bull. **17**, 77–79.

Fry, W. (1926): The California ring-tailed cat. Calif. Fish and Game **12**, 77–78.

Grinnell, J.; Dixon, J. B.; Linsdale, J. M. (1937): Fur-bearing mammals of California. Univ. Calif. Press, Berkely.

Lemoine, J. (1977): Some aspects of ecology and behavior of ringtails (*Bassariscus astutus*) in St. Helena, California. Master of Sc. Thesis, Antioch College, Yellow Sprs., Ohio.

Löhmer, R. (1976): Zur Verhaltensontogenese bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae). Säugetierkunde **41**, 42–58.

Naaktgeboren, C.; Slijper, E. J. (1970): Biologie der Geburt. Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Berlin u. Hamburg: Paul Parey.

Poglayen-Neuwall, I. (1973): Preliminary notes on maintenance and behaviour of the Central American cacomistle (*Bassariscus sumichrasti*) at Louisville Zoo. Inter. Zoo Yearb. **13**, 207–211. Zool. Soc. London.

Poglayen-Neuwall, I. (1975): Copulatory behaviour, gestation and parturition of the tayra (*Eira barbara* L., 1758). Z. Säugetierkunde **40**, 176–189.

Richardson, W. B. (1942): Ring-tailed cats (*Bassariscus astutus*): their growth and development. J. Mammalogy **23**, 17–26.

Toweill, D. E. (1976): Den range areas and denning habits of ringtails in Texas (manuscript).

Trapp, G. R. (1978): Comparative behavioural ecology of the ringtail and gray fox in southern Utah. Carnivore **1**, 3–48.

*Authors' addresses:* Dr. Ivo Poglayen-Neuwall, Research Associate, Dept. of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson, Az. 85721; Dr. Ingeborg Poglayen-Neuwall, Curator, Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Az. 85704, USA

# Cutaneous scent glands in pampas deer Blastoceros bezoarticus (L., 1758)

By. A. Langguth and J. Jackson

*Departamento Zoología Vertebrados, Facultad de Humanidades y Ciencias, Montevideo – Uruguay and Museo de La Plata, La Plata, Argentina*

*Receipt of Ms. 18.6.1979*

**Abstract**

The present paper describes the form and function of the cutaneous scent glands in pampas deer *Blastoceros bezoarticus,* or *Ozotoceros bezoarticus,* from Uruguay, South America, and discusses their behavioural role on the basis of field observations both there and in Argentina. Paired sebaceous vestibular nasal glands are recorded for the first time in this species; other scent glands present include the preorbital, tarsal, and rear interdigital or pedal. Metatarsal and fore interdigital glands, common in other Cervidae, were not found in the seven specimens examined. It is suggested that the forehead may also have an olfactory role.

## Introduction

In Cervidae, a wide variety of cutaneous scent glands exists although their precise behavioural role is often still obscure. The present paper describes such glands in the pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus* (= *Blastoceros bezoarticus* or *Odocoileus* (*Blastoceros*) *bezoarticus*), discusses their behavioural function and documents for the first time the presence of a sebaceous vestibular nasal gland in this species.

Pampas deer once lived throughout the vast natural grasslands of eastern South America situated between latitudes 5° and 40° S. Due to Man's direct and indirect activities, this cervid has suffered a substantial reduction in both its numbers and distribution pattern across much of its former range (Jungius 1976). Of the three subspecies, this process is particularly marked in the southernmost or Argentinian form, *O. b. celer* Cabrera 1943, which is recognised as the subcontinent's rarest deer and is in grave danger of extinction (Holloway 1975). Reliable data on this species biology are scarce and incomplete; any novel information is therefore important, however meagre.

Interspecific differences and significant taxonomic characteristics may be discerned by comparative studies of a species glandular spectrum (Pocock 1910, 1923; Cowan 1936). Investigations on the scent glands of pampas deer may therefore prove useful in resolving its controversial systematic status (Pocock 1923; Kraglievich 1932; Cabrera 1941; Haltenorth 1963).

## Material and methods

The scarcity of pampas deer in both Argentina and Uruguay rules out the collection of healthy live individuals for scientific purposes. However, on a visit to the county of Salto in northwestern Uruguay in May 1978, the complete carcasses of a pair of recently-dead senile animals were found, examined and dissected by us in the field. The excised interdigital sacs were fixed on site in 10% formaldehyde solution. A week later, the nasal glands were removed from the tanned but not dried skin, and kept in 10% formalin. Subsequently, the material was mounted in parafin wax, sectioned, stained using the standard haematoxylin and eosin procedure, and studied microscopically.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4502-0082 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 82–90
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Six skins from Uruguay, including those of these two specimens, were studied from collections in the University's Vertebrate Zoology Department (ZVC) and the National Museum of Natural History (MNHN), both in Montevideo (Salto, El Tapado ZVC 1309, 1310, 1324, 1325, MNHN 693; Rocha, Sierra de Los Ajos MNHN 2243). One near full-term female foetus from El Tapado belonging to female ZVC 1310 was also available.

Field observations on behaviour were carried out both in Uruguay and more especially in Argentina in connection with IUCN/WWF project 1303.

## Results and discussion

### Vestibular nasal gland[1]

We can find no previous reference that this paired sebaceous gland exists in pampas deer. Vestibular nasal glands were first recorded in Cervidae by Jacob and von Lehmann (1976a) in another South American species, the marsh deer *Blastocerus dichotomus* or *Odocoileus dichotomus.* The site and gross characteristics of the gland in this species and those of pampas deer are very similar.

In both sexes of the pampas deer, one sac lies on either side of the nose, underneath the skin of the border between the white part of the muzzle and the darker adjoining hair, and lateral to the nasal cavity (Fig. 1). In the skins examined, the site is marked by a smudge of darker hair, further emphasising the contrasting colour pattern and focusing visual attention on that zone. The two white muzzle areas between the black nose and the brown facial hair, are clearly visible in the field (Fig. 2).

The gland is shaped like a flattened oval sac, with its longest axis anterio-posteriorly. It was measured fresh in ♀ ZVC 1324, and registered 24 × 15 mm and approximately 5 mm deep. The creamy-white saccule is encapsulated in connective tissue through which small bumps or lobules, corresponding to root hairs, are visible. A white waxy odourless substance, intermixed with minute hairs, fills the sac lumen, which opens via a 4 mm diameter neck onto the rim of the nostril, some 5 mm in front of the extreme posterior point of its lateral border (Fig. 1).

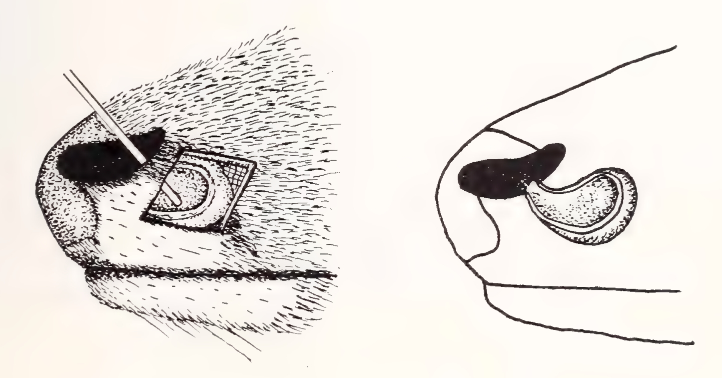


*Fig. 1.* Pampas deer snout viewed laterally. In A, overlying skin is removed and a probe enters the nasal gland opening, passing through the duct to appear in it's sac lumen. Note the white contrasting nasal spot. In B, the complete gland is shown, with the sac's side wall and overlying skin cut away

[1] To avoid confusion, the term vestibular nasal gland is prefered to that of nasal gland, used by Jacob and von Lehmann (1975b) with marsh deer. In both these cervids, these glands are derived from a group of highly specialised sebaceous glands found in the nasal vestibule. They are therefore distinct from what are normally called nasal glands (glandulae nasales), derived from the nasal mucosa, which are neither holocrine nor sebaceous.



*Fig. 2.* Two adult female pampas deer at "El Tapado", Uruguay. Note the conspicuous white markings (arrowed), corresponding to the antler stump sites, around the eyes and on the muzzle

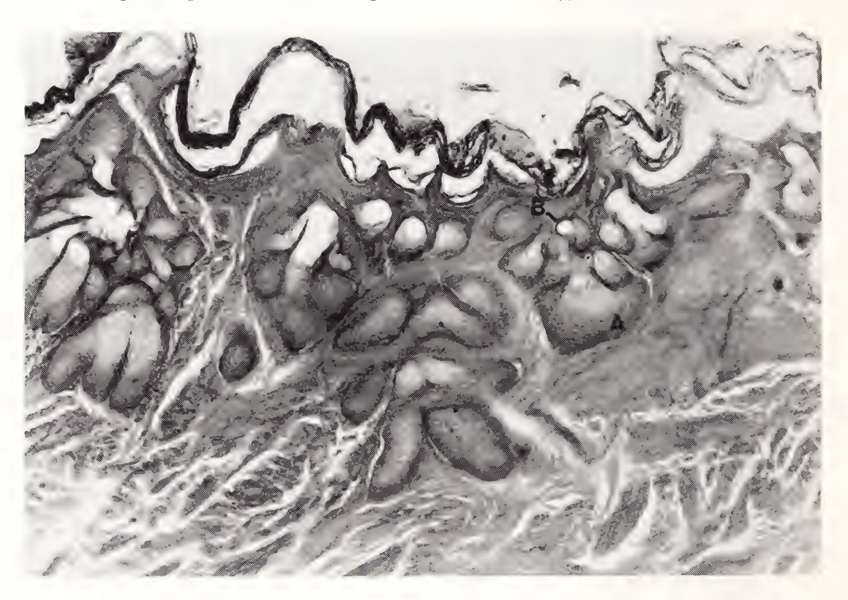



*Fig. 3.* Histological section of the pampas deer's nasal gland wall, showing well-developed sebaceous glands (A) associated with hair follicles (B)

Owing to tissue deterioration before fixing, only the gross glandular structure was visible histologically and consisted of three layers. The outer one, comprised of connective tissue and abundant muscular material with fibers orientated in differing directions, overlays a layer of sebaceous glands with several acini grouped around each hair, which is bounded internally by a stratified epithelium (Fig. 3).

Jacob and von Lehmann (1976a) also found that the internal sac wall was covered by epidermal epithelium into which emptied numerous large, branched holocrine sebaceous

glands with exit ducts modified to form an ampule. Small sudoriferous apocrine glands were associated with the sac neck. Analysis of the chemical structure of the secretion revealed a composition of three main lipid fractions; cholesterol esters, and mono and diesters waxes, a mixture of lipids whose constitution differs from that of other holocrine sebaceous glands (Jacob and von Lehmann 1976a, b).

The vestibular nasal gland produces low volatile lipids which casts doubt on the secretion functioning pheromonally. These authors suggested it serves to fix the secretion of another sudoriferous apocrine type gland to assist it to adhere better to a certain object or substrate, enhancing its value in for example marking territory. However it is not clear how the nasal secretion becomes mixed with that of the other gland.

In pampas deer, the vestibular nasal glands appear to have a role in individual recognition. A behavioral sequence occurs (own data) where an arriving deer approaches frontally another already feeding or resting at a given site, and they raise heads to touch noses or nasal areas for several seconds. Mutual grooming may then follow and the newcomer remains with the other animal or animals. This activity has been observed between females and fawns, between does, between adults of different sexes and social ranking, and between bucks and fawns.

Similar behaviour was seen by Geist (1963) in moose *Alces alces andersoni*, who called it naso-nasal testing, and in white-tailed deer *Odocoileus virginianus* by Hirth (1977), although nasal glands are not known from these much studied species.

In recent years, ethological work has attributed a functional role to many of the spots, marks or differentially coloured areas of mammalian pelage. We suggest that the well-defined white area on either side of the pampas deer nose serves to focus visual attention to the nasal gland site, acting as a sign stimulus in the behavioural sequence of naso-nasal testing, apparently concerned with individual recognition between specimens of all ages.

## Preorbital gland

This integumentary pocket or sac, situated in a depression of the external face of the lacrimal bone, extends forward from the anterior corner of the eye. It opens to the exterior via a slit bordered by a fringe of short white hairs which merge with those forming the white orbital circumferences (Fig. 2), contrasting sharply with the surrounding facial areas.

The luminal material consists of mass of yellow waxy substance, intermixed with short hairs, similar to that of the nasal glands. There was no noticeable odour in the specimens from this season (winter).

The preorbital gland is comparative large and conspicuous in pampas deer. In other ungulates this sac often has a scent marking role but we have never yet seen this species employing the gland in either this or any other manner.

## Metatarsal gland

Macroscopic examination revealed no sign of this gland in either fresh or cured skins. Possibly small dessicated glandular areas were overlooked in prepared material but this is thought unlikely. Neither Miller (1930) nor Mac Donagh (1940) observed them and Hershkovitz (1958) found this glandular area was "sometimes defined" but that tufts were not developed in 19 specimens he examined.

In for example the genus *Odocoileus*, there are quantitative racial differences in the size and position of the metatarsal glands (Cowan 1936; Hershkovitz 1958; Quay 1959). Since the pampas deer has an ample geographical range, in which Cabrera (1943) recognised three subspecies, Brazilian specimens, such as Hershkovitz's, may demonstrate glandular tissue, absent in forms from Uruguay and Argentina.

No behaviour was ever seen to suggest this species has functional metatarsal glands.

## Interdigital gland

Macroscopically, there was no sign of interdigital or pedal glands in the forefeet, but a well-developed saccule exists between the first phalanges of the two principal toes in the hindfoot (Fig. 4). It is shaped like a laterally compressed sac or campule, opening anteriorly and inferiorly into the interdigital cleft above the cutaneous fold at the level of the joint between the first and second phalanges. Bones adjacent to the gland have a depression in their respective medial and lateral faces so forming an interdigital space in which the saccule lies.

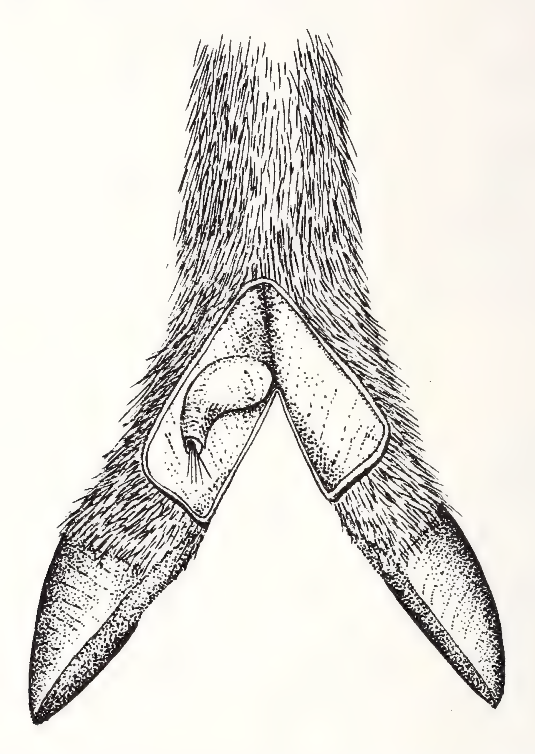


*Fig. 4.* Diagram of pampas deer hind foot, dissected to show the interdigital gland

In ♂ ZVC 1325, the fresh sac measured 19 mm long, 12 mm deep and 6 mm wide. The wall consisted of two distinct layers; an internal white one, 2 mm thick, and an external yellow zone of about 1 mm depth. Long coarse hairs grow from the sac's internal wall, orientated towards the neck, so filling both the cavity and the duct lumen there, and protruding from the orifice. As Cowan (1936) states, these hairs serve to conduct the glandular secretion between the cleaves of the hooves. More hairs are present loose within the sac than inserted in its wall, indicating that shed hairs remain accumulating for some time in the lumen.

The difference between these internal hairs, and those of the preorbital and nasal glands, that are short and incorporated into the waxy secretion, is notable.

Details of the gland's structure were clearly seen in the histological preparations, although it was not fixed until several days after the deer's death (Fig. 5). Principal features identifiable are: 1) a deep layer of connective tissue, containing muscle fibers, envelopes the sac and has septae that penetrate the underlying material towards the lumen; 2) slightly contorted sudoriparous glands, having a simple cuboid epithelium with large, rounded nuclei. In many tubules the cells nearest the duct appear destroyed and ill-defined; 3) a layer of sebaceous

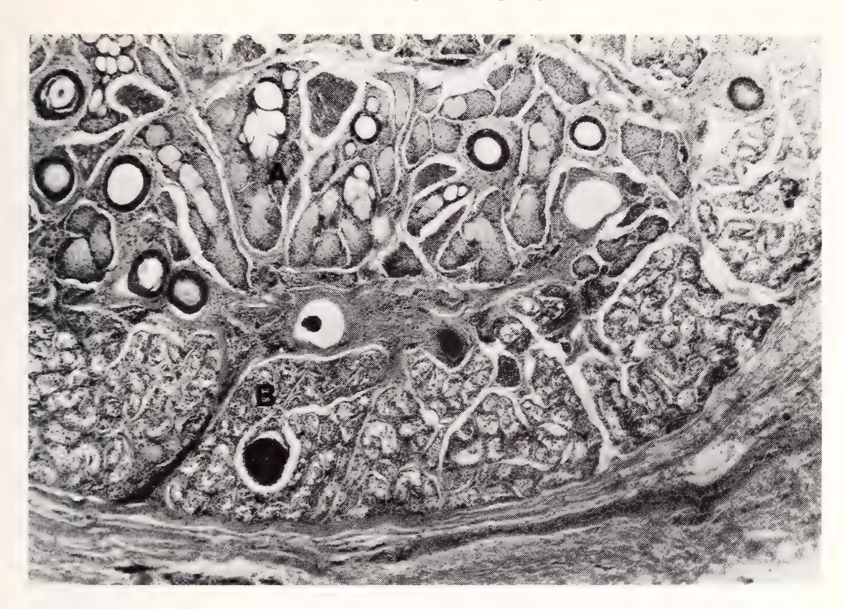



*Fig. 5.* Histological section of pampas deer interdigital gland wall, indicating the two main glandular areas, sebaceous (A) and sudoriparous (B)

glands with various acini clustered around each hair follicle; 4) the innermost layer, forming the lumen wall, is absent in our oblique sections.

Although the gland wall's microscopic structure is very similar to that of *Odocoileus hemionus,* the form of the saccule in pampas deer is far more modified than the simple sac or pocket-like invaginations described in black and white-tailed deer by COWAN (1936), QUAY (1959) and QUAY and MÜLLER-SCHWARZE (1970).

The hind interdigital glands produce the strong pungent smell, characteristic of the species, that resembles concentrated human sweat. The odour is strongest in adult males, especially during the rut, but is easily noted at some distance all year (pers. observ.). DARWIN remarked on the pampas deer's "overpowering strong and offensive odour" which could be detected half a mile downwind of a herd. Various authors confirm this observation and also note the persistence of the scent on both prepared skins and any material that comes into contact with this cervid (DARWIN 1839, MAC DONAGH 1940; ROOSEVELT 1914). The name "stinking deer" is sometimes applied to this species (WHITEHEAD 1972).

MAC DONAGH (1940) believed the typical odour originated in the tarsal glands but we agree with CAHALANE (1939) that it results from the secretion of the hind interdigital gland.

The scent may have several pheromonal functions. It is particularly strong at bedding sites and along regularly used paths, and may be important in leaving a scent trail as QUAY (1959) suggested was a role of interdigital glands in white-tailed deer. During moments of danger, the exact flight sequence displayed depends on the source and proximity of the stimulus but the smell is commonly liberated and could have an alarm role. When an alien object is close, but not an immediate threat, pampas deer stamp the fore and, to a lesser extent, the hindfoot which could aid in releasing the secretion. When fleeing the cleaves are spread to gain leverage, bringing the gland close to the terrain. Histological work demonstrated the sac has a musculature that may assist in expelling secretion.

Social behaviour of this cervid is poorly known and this secretion may have other functions, particularly during the rut.

Interdigital glands were not detected on macroscopic examination of the forefeet. This

observation agrees with those of Miller (1930), Hershkovitz (1958) and Cabrera and Yepes (1960) that the saccule is only present in the hindfoot of pampas deer.

## Tarsal gland

A tuft of longer coarser hairs on the inner side of the tarsal joint marks the gland's site. White or cream hairs form a smudge or crescent over the upper portion, grading into yellow and chestnut hairs distally. The gland was present in all prepared specimens examined and in the foetus (Fig. 6), and is clearly visible in animals in the field as the lighter coloured tuft contrasts with the surrounding hair. Individual colour variation occurs, some deer having white and others cream hair in tuft, but this could be due to staining by gland secretion.



*Fig. 6.* Hind foot of pampas deer foetus in medial view; note the white area marking the tarsal gland site

In fresh specimens from winter, the area had a smell different from the adjoining skin and was distinct from, and less pungent than, that of the hind interdigital sac.

On the basis of an adult pair shot during the rut and later used by Cabrera (1943) as type specimens for *O. b. celer,* Mac Donagh attributed the characteristic pampas deer smell to the tarsal glands, failing to detect the pedal ones. The author also says the tarsal gland has an opening into which a finger can be put yet there are no orifices whatsoever in the Uruguayan pelts.

In other cervids, the tarsal gland is widely used in situations of sexual excitement, irritation, warning and fright. Being commonly marked by longer and different coloured hair, as in pampas deer, which is usually erectile too, implies this gland can have an important visual behavioural role besides acting through its secretion.

Before fleeing, both sexes of pampas deer often squat to urinate and at such time tarsal secretion could also be released to act as an alarm pheromone. The habit of "rub-urinating", known from white-tailed deer (Hirth 1977), mule deer, caribou and moose (Geist 1966; Müller-Schwarze 1971), functions as an olfactory signal combining the scents of urine and tarsal gland secretion, although its exact role is uncertain because of the wide range of social contexts it is employed in. However, rub-urinating has never been unquestionably observed by us in pampas deer nor recorded by other authors.

## Other glandular areas

Our observations do not preclude the existence of other modified integumentary regions that play a role in scent communication in pampas deer.

As in various cervids, pampas deer bucks rub both the forehead and bases of the antler sockets on branches and prominent vegetation during the rut. On one occasion an adult male approached a resting doe and sniffed her forehead intensely for five seconds before moving off (own data). The hair in this region is stiffer than those adjoining, and furthermore the sites corresponding to the bucks' antler stumps or bases are marked in females by two white dots (Fig. 2) which serve to draw attention to the forehead region. This suggests that as in roe *Capreolus capreolus* (SCHUMACHER 1936; KURT 1968) and mule deer (MÜLLER-SCHWARZE 1971; QUAY and MÜLLER-SCHWARZE 1970), and possibly white-tailed deer (HIRTH 1977), the forehead region of pampas deer might be glandular and have a scent role.

### Acknowledgements

We are deeply grateful to PETE LANDA for his help in the field and to FEDERICO ACHAVAL for his assistance in the histological work.

### Zusammenfassung

*Hautdrüsenorgane des Pampashirsches (Blastoceros bezoarticus L., 1758)*

Bau und Funktion von Hautdrüsenorganen des Pampashirsches (*Blastoceros bezoarticus*) aus Uruguay werden beschrieben. Auf Grund von Feldbeobachtungen in Uruguay und Argentinien wird die Bedeutung der Hautdrüsenorgane für das Sozialverhalten diskutiert. Paarige holocrine Drüsenorgane im Vestibulum nasi werden erstmals für den Pampashirsch beschrieben. Außer diesen kommen präorbitale, sowie tarsale und interdigitale Drüsenorgane an der Hinterextremität vor. Bei sieben daraufhin untersuchten Exemplaren fehlen die sonst bei Cervidae häufig vorkommenden metatarsalen und die interdigitalen Drüsenorgane an der Vorderextremität. Möglicherweise besitzt auch die Stirnhaut für die soziale Orientierung wichtige Hautdrüsen.

## References

CABRERA, A. (1941): Cranial and dental characters of some South American Cervidae. Publ. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser. **27**, 125–135.

— (1943): Sobre la sistemática del venado y su variación individual y geográfica. Rev. Mus. La Plata (N. S.) **3**, 5–41.

CABRERA, A., YEPES, J. (1960): Los mamíferos sudamericanos. Buenos Aires: Ediar.

CAHALANE, V. H. (1939): Deer of the World. Nat. Geographic Mag. **76**, 463–510.

COWAN, I. Mc T. (1936): Distribution and variation in deer (genus *Odocoileus*) of the Pacific coastal region of North America. California Fish and Game **22**, 155–246.

DARWIN, C. (1839): Narrative of the surveying voyages of His Majesty's Ships, Adventure and Beagle, between the years 1826 and 1836, describing their examination of the Southern Shores of South America, and the Beagles circumnavigation of the Globe. London: Henry Colburn.

GEIST, V. (1963): On the behaviour of the North American moose (*Alces alces andersoni* Peterson 1950) in British Columbia. Behaviour **20**, 377–416.

— (1966): Ethological observations on some North American cervids. Zool. Beiträge **12**, 219–250.

HALTENORTH, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. Handbuch der Zoologie Vol. **8**, Part 1, Contr. 18, 1–167.

HERSHKOVITZ, P. (1958): The metatarsal glands in white-tailed deer and related forms of the Neotropical region. Mammalia **22**, 537–546.

HIRTH, D. H. (1977): Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. Wildlife Monographs No. **53**, 1–55.

HOLLOWAY, C. (1975): Threatened Deer of the World: Research and Conservation Projects under the IUCN Programme. Deer **3**, 428–433.

JACOB, J.; LEHMANN E. von (1976a): Bemerkungen zu einer Nasendrüse des Sumpfhirsches, *Odocoileus (Dorcelaphus) dichotomus* (Illiger, 1811). Säugetierkundliche Mitt. **24**, 151–156.

JACOB, J.; LEHMANN E. VON (1976b): Chemical composition of the nasal gland secretion from the marsh deer *Odocoileus (Dorcelaphus) dichotomus* (Illiger). Z. Naturforsch. **31c**, 496–498.

JUNGIUS, H. (1976): Status and distribution of threatened deer species in South America. World Wildlife Yearbook 1975–1976, 203–217.

Kraglievich, L. (1932): Contribución al conocimiento de los ciervos fósiles del Uruguay. An. Mus. Hist. Nat. Montevideo, Ser. **2**, 355–438.
Kurt, F. (1968): Das Sozialverhalten des Rehes *Capreolus capreolus* L. Eine Feldstudie. Mammalia depicta, Hamburg and Berlin: Paul Parey.
Mac Donagh, E. J. (1940): La etología del venado en el Tuyú. Notas Mus. La Plata **5**, 47–68.
Miller, F. W. (1930): Notes on some mammals of Southern Matto Grosso, Brazil. J. Mammalogy **11**, 10–22.
Müller-Schwarze, D. (1971): Pheromones in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). Anim. Behav. **19**, 141–152.
Pocock, R. I. (1910): On the specialised cutaneous glands of ruminants. Proc. Zool. Soc. London 1910, 840–986.
Pocock, R. I. 1923): On the external characters of *Elaphurus, Hydropotes, Pudu* and other cervidae. Proc. Zool. Soc. London 1923, 181–207.
Quay, W. B. (1959): Microscopic structure and variation in the cutaneous glands of the deer, *Odocoileus virginianus*. J. Mammalogy **40**; 114–128.
Quay, W. B.; Müller-Schwarze, D. (1970): Functional histology of integumentary glandular regions in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). J. Mammalogy **51**, 675–694.
Roosevelt, T. (1914): Through the Brazilian Wilderness. London: John Murray.
Schumacher, S. (1936): Das Stirnorgan des Rehbockes (*Capreolus capreolus capreolus* L.), ein bisher unbekanntes Duftorgan. Z. mikr. anat. Forsch. **39**, 215–230.
Whitehead, G. K. (1972): Deer of the World. London: Constable.

*Authors' addresses:* Alfredo Langguth, Departemento de Biologia, Centro de Ciências Exatas e da Natureza da UFPb, Campus Universitário, 58000 João Pessoa/Pb, Brasil; John Jackson, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, 1900 La Plata, Argentina

# The social organisation and aspects of behaviour of the nyala Tragelaphus angasi Gray, 1849

By J. L. Anderson

*Natal Parks, Game and Fish Preservation Board*

*Receipt of Ms. 17. 5. 1979*

## Abstract

Investigated the social organisation and behaviour of the nyala *Tragelaphus angasi* to provide information which would assist in the management of the species in the game reserves of Zululand, South Africa. Distinct social groupings were recognised and their formation and composition discussed. Visual and vocal communication are noted and discussed. The most important aspects of social behaviour and behaviour related to the environment are described, and conclusions as to the form of social organisation found in nyala are made.

## 1 Introduction

The group size frequency of nyala has been described by Dorst and Dandelot (1970) and Tello and van Gelder (1975). Groups range in size from one to about 30, but two or three are the most common. Tello and van Gelder (1975) give a detailed breakdown of the various groups they recorded and described their transient nature. They concluded that although nyala are gregarious, long-lasting relationships are not formed.

Walther (1964, 1974) described behaviour patterns of Tragelaphines primarily from observations on captive animals. The patterns he recorded for the nyala are from the unpublished observations of Backhaus but some of these were seen in the wild population studied

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4502-0090 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 90–123
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

by TELLO and VAN GELDER (1975). TELLO and VAN GELDER (1975) believe nyala males have a dominance hierarchy and interpret the agonistic displays between males as challenge and status rituals. LEUTHOLD (1974), however, has tentatively placed the Tragelaphine social organisation in an intermediate category.

Daily activity of nyala has been commented on by SMITHERS (1966) and DORST and DANDELOT (1970) and covered in more detail by TELLO and VAN GELDER (1975). The latter authors also found that nyala had overlapping home ranges within their study area, a mean of 5.5 km² for males and 3.6 km² for females.

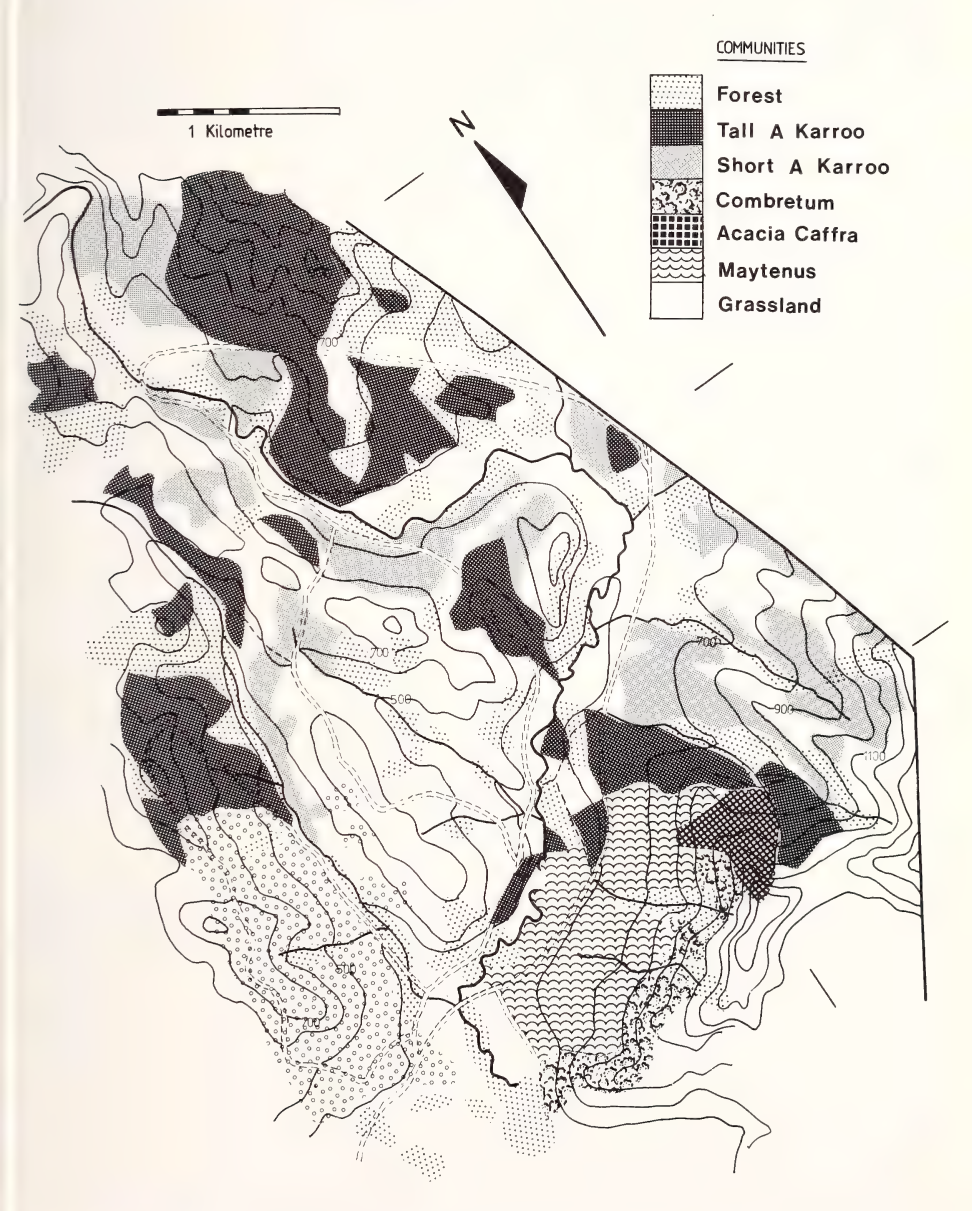



*Fig. 1.* The major vegetation communities in the Hluhluwe Game Reserve study area

## 2 Study areas

Most of the data were collected between June 1972 and August 1973 in an area of approximately 1750 ha on the middle catchment of the Manzimbomvu river (32°6'E, 28°2'S) in Hluhluwe Game Reserve, Zululand. These were supplemented by observations made in other Zululand reserves, namely Ndumu (32°15'E, 26°53'S) and Mkuzi (22°15'E, 27°38'S). In Ndumu, animals were culled for management reasons and findings on age criteria and reproductive physiology were used in several aspects of the behavioural study.

The topography in the Hluhluwe study area (Fig. 1) was hilly, with differences in altitude of up to 160 m. Of the seven major vegetation communities recognised, all but the forest and *Combretum* community were regarded as being secondary. The present form of the remainder is the result of the influences of fire, game populations and management by man.

a. Forest. The canopy of this moist, semi-deciduous community is closed and the forest margins are clearly defined. Small, isolated patches of forest occur in some of the other communities.

b. Tall *Acacia karroo* community. This community is a result of the previous invasion of grassland or tree savanna by *Acacia karroo*; the average height of these exceeds 2 m. The ground cover is dense, composed of grasses and shrubs with an average height of about 1.5 m.

c. Short *Acacia karroo* community. This community, where invasion of the grassland is taking place, is also secondary. The average height of the community is about 1.5 m.

d. *Combretum* community. This is situated on the north-facing slopes in the south of the study area. *Combretum molle* is the dominant tree.

e. *Acacia caffra* community. As with the previous community, it occurs on the periphery of the study area and no observations were made therein.

f. *Maytenus* community. This community is where degraded grassland and tree savanna has been invaded by the shrub *Maytenus madagascariensis*. The average height of this fairly dense scrub is about 1.5 m.

g. Grassland. Scattered in this community are clumps of forest and patches of *Acacia caffra* and *A. karroo* scrub. There are also isolated trees, mainly *Sclerocarya caffra, Zizyphus mucronata* and *Schotia brachypetala.*

The grass cover, averaging 1 m in height, consists primarily of *Themeda triandra, Hyparrhenia filipendula, Sporobolis* sp. and *Eragrostis superba.* In the low-lying areas near the Manzimbomvu river, where soils are heavier, *Panicum maximum* and *Cyperus textillus* are dominant.

## 3 Methods

### 3.1 Anatomical structures relevant to behaviour

#### *3.1.1 Glands*

Patches of skin from between the horns, the sides of the face and the region of the false hooves on the hindfoot, were collected from an adult male. These were preserved in 10% formol saline, subsequently dehydrated in alcohol, cleared in xylene and embedded in wax. Sections of the tissue were wax-embedded, cut at 6 $\mu$m and stained with Meyer's haemotoxylin and examined microscopically.

#### *3.1.2 Body conformation*

The torso of the nyale male gives the impression of being laterally compressed. If this was so, it would have the effect of increasing the surface area presented in a lateral display. To investigate this, the lateral silhouettes of nyala and impala *Aepyceros melampus* were compared. The latter is one of the few species where no lateral display is present in its behaviour patterns (Schenkel 1966; Walther 1974). The silhouettes were measured planimetrically from photographs and the percentage comprised of the torso alone was calculated. In addition, the measurements and formulae of Moen (1973) were used to calculate the surface areas of 12 nyala males and 21 impala males. The percentage surface areas, comprised of the torso in each species, were then compared.

### 3.2 Social behaviour

#### *3.2.1 Observations*

Data were recorded primarily from direct observations of animals. Activity of undisturbed animals was recorded at 4 min intervals as has been done by Spinage (1968) and Jarman and Jarman (1973).

The study area in Hluhluwe was visited on 171 occasions for periods of between two and 29 hours, during which 354 hours were spend actually observing nyala. It was impossible to follow animals by vehicle because of the terrain, or on foot because of their wariness. Therefore, once animals were lost from view, observations were terminated.

In Ndumu, where conditions were unfavourable for observing nyala, observations were made only during the course of other work.

Some useful observations were also made on tame freeranging nyala on farms (S. LOMBARD, pers. comm.; T. SKINNER, pers. comm.).

### *3.2.2 Sex and age classification*

The sex and age classes used which were based on parameters of body size and, in the males, horn development are described in Table 1. The chronological ages of the classifications are not comparable between sexes because it was possible to allocate more field age classes to males than to females. The classification of 'subadult' females was of necessity subjective; these were animals estimated at between 10 and 14 months old. 'Adult' females were those older than 14 months but the younger animals were again classified subjectively.

*Table 1*

**Sex and age criteria used in the study of nyala behaviour**

| class | | sex |
|---|---|---|
| | | *Female* |
| I | | Body height below belly-line of adult female |
| II | | Larger than I but less than III. Uperr limit is subjective |
| III | Subadult | Subjective class, animals obviously not quite adult |
| IV | Adult | Animals obviously mature |
| | | *Males* |
| I | | Body height below belly-line of adult female |
| II | | Horns visible but shorter than ear, upper limit of this class is approximately 14 months |
| III | | Horn length between one and two ear lengths, animals between 14 and about 24 months old |
| IV | Subadult | Horns greater than two ear lengths but have not completed second twist, body size smaller than adult. Two to three years old |
| V | Adult | Adult size and colours, horns completed second twist |
| VI | Adult | Adult size and colour, horns in third twist |

### *3.2.3 Recognition of individuals*

With nyala, it was possible to recognise individual males by their differences in horn conformation and the arrangement of the spots on the sides of the face. I found that the body stripes and spots were too complex for me to be able to use for rapid identification and I was therefore unable to recognise females on the basis of natural markings.

### *3.2.4 Marking and radio telemetry*

Despite the disadvantages in marking animals, as outlined by WALTHER (1972) it was decided that the marking of some animals, particularly females, was essential. As much of their time was spent in cover, it was also considered necessary to use radio telemetry.

Nyala in the study area were captured either by the method described by DENSHAM (1974) or by immobilization with etorphine hydrochloride (M 99, Reckitt and Sons). Animals were marked with coloured plastic eartags or fitted with individually recognisable collars, or collars bearing a radio transmitter. These transmitters employed the same circuit as that described by ANDERSON and HITCHINS (1971). Four nyala males and six females were fitted with radio transmitters and a further seven animals were marked, either with eartags or collars (Table 2).

*Table 2*

**The recognizable marked and instrumented nyala in the Hluhluwe Game Reserve study area**

| Sex | Age class | Individual code | Period under observation (days) | n sightings or relocations |
|---|---|---|---|---|
| M | VI | G | 121 | 33 |
| M | VI | E | 184 | 21 |
| M | VI | C | 108 | 20 |
| M | VI | D | 208 | 10 |
| M | VI | A | 348 | 16 |
| M | V | O | 202 | 10 |
| M | V | H | 140 | 10 |
| M | VI | Q | 92 | 9 |
| M | VI | DD | 171 | 6 |
| M | V | I | 113 | 5 |
| M | V | Sn | 97 | 2 |
| M | II[1] | WR | 116 | 8 |
| M | II[1] | WB | 116 | 10 |
| F | IV | N | 190 | 90 |
| F | IV | K | 169 | 63 |
| F | IV | T | 164 | 52 |
| F | IV | L | 163 | 35 |
| F | IV | J | 183 | 37 |
| F | IV | M | 171 | 17 |
| F | IV | RL | 5 | 3 |
| F | IV | GL | 141 | 7 |
| F | IV | g | 153 | 2 |
| F | III[1] | GY | 117 | 8 |
| F | III[1] | WL | 78 | 8 |
| F | III[1] | WR | 366 | 13 |
| F | IV | WB | 123 | 9 |
| F | II[1] | YL | 161 | 8 |
| F | II[1] | YR | 1 | 1 |
| F | II[1] | GL | 354 | 3 |
| F | II[1] | Y | 1 | 1 |

[1] age class when tagged.

# 4 Results and discussion

## 4.1 Composition and grouping of the population

### *4.1.1 Sex and age ratio*

The composition of the population, estimated at about 150 animals, was based on the classification of 951 animals. These results, adjusted to a base of 100 adult females, are shown in Table 3. It was apparent that a large proportion of the adult females was incorrectly classified as sub-adults. As the age span of sub-adult females in only four months, the ratio of subadult to adult females is excessive and consequently considered invalid. The lower limits of the males and female adult classes differed and therefore these could not be statistically compared. It was however valid to compare the sex-ratio of all animals Class III and above; this ratio (341 : 422) was found to differ significantly from parity ($\chi^2 = 8.59$, $p < 0.01$). There was no obvious seasonal change in composition of the population.

*Table 3*

**Sex and age composition of the nyala population in the Hluhluwe Game Reserve study area, calculated to a base of 100 adult females**

| Sex | Age class | Ratio: 100 females |
|---|---|---|
| M + F | I + II | 58.4 |
| F | III | 31.1 |
| F | IV | 100.0 |
| M | III | 2.5 |
| M | IV | 1.6 |
| M | V | 28.3 |
| M | VI | 73.5 |

*Table 4*

**The social groupings of nyala recognized in the study**

| Social grouping | Description |
|---|---|
| 1. Lone calves | Class I and II animals – no other nyala seen within 200 m of them |
| 2. Lone subadult ♀♀ | No other ♀ or young seen within 200 m of them |
| 3. Londe adult ♀♀ | No other ♀♀ or young seen within 200 m of them |
| 4. Lone juvenile ♂♂ | Class III, IV and V ♂♂ – no other animals seen within 50 m |
| 5. Lone adult ♂♂ | Class VI and VII ♂♂ – no other animals seen within 50 m of them |
| 6. Male group | Two or more ♂♂ which remain together for more than 5 minutes |
| 7. Familiy unit | Adult ♀ accompanied by her young from one or more generations (Fig. 7). |
| 8. Female groups | Two or more adult ♀♀ or family units |
| 9. Mixed groups | Single ♀♀ or family groups accompanied by one or more ♂♂ of Class V or older which remain for 5 minutes or more. |

### *4.1.2 Social groupings*

A total of 492 sightings of nyala groups were made and these ranged in size from lone animals to a group of 21. The mean group size was 2.38 and the typical group size (Jarman 1974) was 4.56.

From these data, it was possible to distinguish nine types of social groups. These are defined in Table 4.

a. Lone young. Neonate nyala are not precocial but undergo a "lying-up" or ableiger phase (Tello and van Gelder 1975). Although no lone Class I animals were recorded in the study area, two were seen in Ndumu and one was found "lying-up" after field work had been completed.

In tame animals, it was noted that it was only when a young animal was between 10 and 14 days old that it was first seen with its mother. I believe that when lone young were seen afoot, it was a result of the family unit, (e), having been disrupted by the courtship behaviour which occurs during the post-partum oestrous cycle of the dam.

b. Lone adult females. Only 8.4% of the adult females were seen alone, this being significantly lower ($p < 0.001$) than those occurring in groups. Circumstantial evidence suggests that most of the lone females seen are animals which are tending a calf during its "lying-up" phase. Of the seven lone females collected in Ndumu during the study, five were lac-

tating heavily and their uteri showed signs of recent parturition, two animals still had placental remains in their rumena. In the study area, the instrumented female J was seen alone on two successive days and then 16 days later, accompanied by a Class I calf. Observations made on tame free-ranging animals support this hypothesis.

*Table 5*

**The frequency distribution of lone ♂♂ and male group size classes**

| Group size | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| n observed | 200 | 75 | 23 | 19 | 4 | 5 | 0 | 2 | 2 | 0 |
| % Frequency | 63.0 | 2.2 | 6.6 | 5.4 | 1.1 | 1.4 | 0 | 0.6 | 0.6 | 0 |

*Table 6*

**The frequency distribution with which lone animals of each sex and age class were observed**

| Sex | Age class | n Single | Total observed | % Single |
|---|---|---|---|---|
| M and F | I | 0 | 11 | 0 |
| M and F | II | 5 | 121 | 4.13 |
| F | III | 4 | 73 | 5.48 |
| F | IV | 24 | 287 | 8.36 |
| M | III | 5 | 64 | 7.81 |
| M | IV | 1 | 8 | 12.50 |
| M | V | 33 | 148 | 22.30 |
| M | VI | 161 | 349 | 46.13 |

c. Lone males and male groups. Lone males were the most commonly encountered group size (Table 5) also found by TELLO and VAN GELDER (1975). The age class distribution of lone nyala (Table 6) showed that with increasing age, nyala males, like those of lesser kudu (LEUTHOLD 1974), became more solitary ($\chi^2 = 51.9$, $p < 0.001$).

From the distribution of male group size classes (Table 5), the mean group size was 1.75 and the typical group size was 2.73. Despite the greater frequency with which lone males were seen than groups of males, significantly more males were sighted in groups than alone ($p < 0.001$). There was, however, no significant difference in the number of sightings of recognisable males alone (30) or in groups (18).

The male groups were not the comparatively stable bachelor groups which have been described in other bovidae (SCHENKEL 1966; ESTES 1969; DAVID 1973) but were short-term associations. From observations of known males, the transient nature of the groups described by TELLO and VAN GELDER (1975) was confirmed. The readiness with which male groups were seen to form and disband suggests that the duration of male group stability lasts an hour or two at the most. An example of the associations recorded for a known adult male (C) are shown in Table 7. Males were seen joining groups three times and leaving groups twice.

The younger males, Classes III and IV, associated significantly more ($p < 0.01$) with males of similar age rather than with older animals. Of 37 male groups containing Class III and IV males, 27 had two or more of this age group present. The positive associations of a young male with others of the same age may be because in a group of similar age animals, he has some opportunity for asserting dominance over others. Although no data on the permanence of young male associations were collected, it is probable that these are more permanent than the associations of adult males.

*Table 7*

**Resightings of an adult ♂ (C) and associated animals**

| Date | Group |
|---|---|
| 16.1.73 | Captured with two adult females (T and J) |
| 19.3.73 | With female group (n = 6) |
| 23.3.73 | With Class IV male |
| 25.3.73 | Alone |
| 26.3.73 | Alone (06h20) |
| 26.3.73 | Alone (18h03) |
| 8.5.73 | With another Class VI male |
| 29.5.73 | Alone |
| 18.7.73 | With two adult males |
| 19.7.73 | Alone |
| 22.7.73 | Alone |
| 22.7.73 | Alone |

Males become more solitary with age and, as post-mature growth continues, they become progressively more dominant. When dominance is asserted in a display, the only disadvantage to the loser is that if an oestrous female is present, he is prevented from mating with her. Therefore, although large adult males have no advantage in being solitary, slightly smaller males are at a disadvantage when in their company and it is in their own interests to avoid the company of the larger males. The increased solitariness of a large male is probably a consequence of avoidance by other males rather than his intolerance of them.



*Fig. 2.* A nyala family unit, the adult female is accompanied by a Class II calf with an elder calf (behind) which is now classified as a sub-adult

d. The family unit and female group. A family unit consisted of an adult female accompanied by one or more offspring (Fig. 2) whereas a female group was where two or more adult females were present with or without offspring. The frequency with which different sized aggregations of females and young were recorded (Table 8) includes data from mixed groups from which the numbers of sub-adult and adult males have been subtracted. The mean family unit/female group size was 4.07 and the typical size 5.61. Sixty two of the groups of two and three animals were fully classified and of these, 60 (96.7%) consisted of an adult female with one or two offspring. Only two observations were of two adult females.

*Table 8*

**The size class distribution of family units and female groups**

| Group size | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12–20 | 21 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| n observed | 37 | 29 | 30 | 12 | 7 | 4 | 4 | 7 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| % frequency | 28.0 | 21.9 | 22.7 | 9.1 | 5.3 | 3.0 | 3.0 | 5.3 | 0 | 0,8 | 0 | 0.8 |

Confirmation that the small groups were "family units" is shown by the repeated observations of an instrumented female, N, and her eartagged Class II calf YL. A coefficient of association (Cole 1949) was calculated on the number of times the animals were seen together or separately. Between 28/2/73 and 9/5/73, the coefficient of association for N and YL was 1.00 (n sightings – 5), indicating a perfect association, but from the subsequent sighting of N (31/5/73) until the final sighting of YL on 8/8/73 (n – 6), the coefficient was 0.75, indicating a reduction in the amount of times YL spent with its mother. At this stage, YL was between nine and 12 months old.

The meeting of family units to form a female group was seen twice and the breaking up of a female group into family units five times.

The family unit was the most stable of all nyala social groupings encountered but the association with other family units to form female groups appears to be almost as transient as the association of lone males to form male groups. This is illustrated in Table 9 which shows the successive group sizes in which known females and family units were recorded.

*Table 9*

**The successive group sizes in which known ♀♀, and family units were recorded**

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Female M | 5 | 3 | 4 | 3 | 3 | 2 | 2 | 1 | – |
| Female N | 5 | 5 | 3 | 4 | 1 | 4 | 1 | 3 | 4 |
| Female T | 3 | 1 | 5 | 4 | 6 | – | – | – | – |
| Female WB | 3 | 3 | 4 | 4 | 8 | 4 | 3 | 3 | 3 |

There is some evidence that particular family units may associate together more often than they do with others. The females J and K were caught together and from the degree of toothwear, J was found to be younger than K. Of the 18 resightings of these females and their young, both females (and young) were seen together seven times (Table 10). The coefficient of association was 0.77 and as this exceeds 0.50, it indicates a positive association of the two units. It is believed therefore, that J was an elder offspring of K's and when seen alone, the former was tending her first calf during its "lying-up" period.

In many cases, the aggregations of family units into female groups and, if joined by males into mixed groups, were engendered by some local attraction afforded by the habitat. The

focus could be either trees in fruit, a single water point or a flush of new grass growth after a burn. During August 1971 in Ndumu, a group of 31 was seen on the Pongolo floodplain where, in September 1970 G. Schütte (pers. comm.) saw a loose aggregation of over 100 animals. No seasonal change in group size was apparent although the larger temporary feeding aggregations must be seasonal as the attractions which cause them are of a seasonal nature.

*Table 10*

**The association of two known ♀ nyala over a period of eleven months**

| Date | Observation |
|---|---|
| 28. 2.73 | ♀♀ K and J |
| 2. 3.73 | J feeding alone |
| 7. 3.73 | K with small Class I calf and Class V ♂ |
| 18. 3.73 | J and K in company of six other ♀♀ and young, J and Class I calf |
| 1. 4.73 | K with another adult ♀ (assumed calf lost) |
| 12. 4.73 | K with J and calf and another adult ♀ |
| 13. 4.73 | K with J and calf and six other ♀♀with young |
| 9. 5.73 | K with J and calf, and another ♀ with Class II calf |
| 17. 5.73 | K with J and calf, and another ♀ with Class II calf |
| 25. 6.73 | J alone (assume calf lost) |
| 21.11.73 | K with Class I calf and a subadult ♀ |
| 15.12.73 | K with Class II calf and J and two adult ♀♀ with Class II calves |

*Table 11*

**The occurrence of nyala ♂♂ of different age classes with family units or female groups**

| Age class | With ♂♂ or alone | With ♀♀ | p Value |
|---|---|---|---|
| I | 0 | 100[1] | <0.001 |
| II | 3 | 33[2] | <0.001 |
| III | 28 | 19 | N. S. |
| IV | 37 | 6 | <0,001 |
| V | 181 | 5 | <0.001 |
| VI | 510 | 29 | <0.001 |

[1] This value is an assumption as no Class I animals were seen other than with an adult ♀. – [2] This figure includes only those Class II ♂♂ which were positively sexed. In reality, it is higher (see 7.1).

e. Mixed groups. These groups comprised one or more males of Age Class V. The occurrence of nyala males of all age classes with female groups is shown in Table 11. The younger Class I and Class II males were members of a family unit, hence their highly significant ($p < 0.001$) occurrence with females.

In Class III males, there was no significant difference in the number of times they were seen with or without females. These animals are between 14 months and two years old. The younger animals are pubertal but by the upper limit of this class, males have attained the charcoal-grey colour coat of an adult male and their testicular development is the same as that of adult males.

The greater frequency with which adult males are found away from females is highly significant ($p < 0.001$). Adult males were seen with adult females more often than is shown in Table 12 but these associations with females were for less than five minutes. In these brief as-

sociations, an adult male, finding himself in the vicinity of a family unit or female group, would walk up to them, "test" the adult females for oestrus and then wander on.

The mixed group centred around an oestrous female is the most durable and will last for about two days, i. e. the duration of the oestrous cycle. In each of the six sightings of pairs (Table 12), the male was showing courtship behaviour and the female therefore was presumed to be in oestrus.

*Table 12*

**The group size frequency of mixed nyala groups**

| Group size | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| n observed | 6 | 4 | 4 | 6 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | – | – | – | – | 1 |
| % frequency | 20.7 | 13.8 | 13.8 | 20.7 | 10.3 | 3.4 | 6.9 | 3.4 | 3.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3.4 |

The largest aggregations of nyala were all recorded in open habitats. This tendency for ungulates which live mainly in cover in small social groups, to form larger aggregations when in the open, has been described in other ungulates (PEEK et al. 1974; HIRTH 1977; LEUTHOLD 1970; WALTHER 1972a).

The aggregation of a species into larger groups as a means of providing greater security from predators, has been suggested by CROOK and GARTLAN (1966), JUNGIUS (1971) and by ESTES (1974). HIRTH (1977) has also suggested that the larger groups may be formed to improve feeding efficiency on extensive, even swards. The large aggregations of nyala are not cohesive and the sub-groups within these, pay little attention to one another. This lack of cohesion, as compared to that in herds of plains game, infers that security from predators is a secondary feature of the aggregation and that its formation is centred around feeding.

### *4.1.3 Conclusions on social grouping*

The social grouping of nyala is similar to that found in the lesser kudu *T. imberbis* (LEUTHOLD 1974) and sitatunga *T. spekei* (OWEN 1970). The group sizes of nyala in Hluhluwe were slightly larger than those found in lesser kudu (Table 13). They were smaller but not significantly so (Students' t test) than those recorded by TELLO and VAN GELDER (1975) for nyala in Zinave.

The basic social group is the family unit, consisting of an adult female and her progeny. As the typical female group size is 5.61, it is obvious that family units commonly band together to form female groups. From the evidence provided by females J and K, it is likely that the smaller family groups have a structure very similar to that found in elephant *Loxodonta af-*

*Table 13*

**The mean and typical group sizes of sitatunga, lesser kudu and nyala**

| Species | Mean size | Typical size | Source |
|---|---|---|---|
| Nyala | 3.55 | 6.35 | TELLO, & VAN GELDER 1975 |
| Nyala | 2.48 | 5.20 | This study |
| Lesser kudu | 2.50 | 2.95 | JARMAN 1974 |
| Sitatunga | 1.36 | 1.69 | OWEN 1970 |
| Bushbuck | 1.29 | 1.55 | JARMAN 1974 |

*ricana* (Douglas-Hamilton and Douglas-Hamilton 1975). The adult females are related, one probably the elder daughter of the other.

Group size within African bovids has recently been examined from two angles. Estes (1974) assumed that the early forest dwelling bovids were solitary and that with the transition from "closed" to "open" habitats, they underwent a "socialisation" process. Gregariousness evolved primarily as a predator avoidance strategy as more open habitats were occupied. Jarman (1974) related grouping and behaviour to the animal's body size, feeding style and predator avoidance strategy.

Nyala are intermediate feeders (Anderson 1978) and fit into Jarman's (1974) feeding class C but their social organisation and behaviour fit more appropriately into his class B in which are the selective feeders. This discrepancy is comparatively minor and may to some extent be explained by the fact that although nyala are intermediate feeders, whether they browse or graze, they do so selectively. Furthermore, as Jarman (1974) has acknowledged, discrepancies may be expected when an attempt is made to subdivide a continuum.

## 4.2 Socialbehaviour

### *4.2.1 Communication*

#### *4.2.1.1 Olfactory communication*

No glands were present in the samples of skin taken from the sides of the face or between the horns, but the pedal glands described in the thickened skin around the false hooves by Pocock (1910) were very obvious. The purpose of these glands were not investigated and I can only speculate that they serve as an advertisement for the presence of the animal within the area.

Contrary to the findings of Haltenorth (1963), Tello and van Gelder's (1975) observation that nyala have no inguinal glands was confirmed.

Nyala males test females for oestrus by smelling briefly at the base of the tail. "Flehmen" (Schneider 1930) is only shown if the female is in oestrus. It appeared that oestrus could be detected without actually testing the female's urine, presumably from odours arising from the moist vulva which are derived from urine.

#### *4.2.1.2 Visual communication*

a. Pelage and body conformation. Perhaps the most striking aspect of the sexual dimorphism of the nyala is the difference in male and female pelage. The basic coat colour of the adult male is a charcoal-grey whereas that of the female is a red-brown. In the adult male the long fringe of hair on each side of the belly and hind legs, together with the erectile ridge of hair running along the spine, have the effect of increasing the surface presented in a lateral display by up to 40%. In addition, the torso of the nyala male has the appearance of being laterally compressed, in cross-section being more elliptical than oval. The torso of the nyala male comprises 67% of its lateral silhouette whereas that of the impala, which does not have a lateral display, is 58.1%. The surface area of the torso of 12 nyala males made up $49.5 \pm 0.45\%$ ($x \pm$ SEM), and that of impala $43.1 \pm 0.36\%$ ($x \pm$ SEM). The difference, tested by Students' t test, was highly significant ($p < 0.001$) and this, together with the difference in composition of the silhouettes, is I believe, related to the importance of the lateral display in nyala behaviour and its absence in the behaviour of impala.

Sexual dimorphism is a common feature amongst Tragelaphines and probably reaches its greatest expression in the nyala. The dominance ritual and lateral display are the criteria on which sire selection is achieved. As a result, there has been selection towards large male size and the strategically situated hair crest and fringes. These latter serve only to exaggerate body size and the only benefit accrued from this is the enhancement of mating opportunity. Simi-

lar features which increase the lateral display have evolved in other species, for example the dewlap and dorsal ridge of the gaur *Bos gaurus* (Schaller 1967).

The benefits of size dimorphism in enabling a greater number of females of some species to exist on a limited food resource, have been discussed (Jewell 1966). In some dimorphic raptors (Reynolds 1972), there is niche separation and this has also been suggested in dimorphic ungulates (Geist 1974). The dimorphism of nyala does not confer either of these benefits nor do nyala males play a role in the defence of female and young. Therefore, the only function of this dimorphism must be social communication with the aim of obtaining mating rights.

Mating rights themselves have one disadvantage. Owen-Smith (1977) maintains "any form of mating competition must result in some reduction of life expectancy on account of the time and energy expended and risks of injury incurred in interactions with other males". While this applies to species with a rutting peak, conceptions in nyala are more scattered in time (Anderson 1978) and relatively little energy is expended in any dominance ritual.

Life expectancy in the large males is however reduced. The largest males have the greatest energy requirements and when food quality and availability become limited towards the end of the dry season, these males have the lowest condition levels. When further stress is experienced, mortality is biased towards adult males (Anderson 1978). Logically, the males which die will be those in the poorest condition, i.e. the biggest. Here we have a situation which parallels Geist's (1971) findings in mountain sheep.

The neotenic appearance of young males is retained for some time after puberty. Although they look like females, adult males are aware of the sex of these young males as no adult male was seen "testing" a young male. These young males elicit no agonistic behaviour from adult males and are therefore not driven from the family unit until they become larger and darker than the females.

There is a survival value in the young post-pubertal male remaining with the female unit as long as possible as once he leaves, he will no longer be part of any cohesive social group. This is less important in seasonally breeding ungulates where young evicted males experience a common fate and form bachelor herds.

b. Horns. In ungulates, horns are in most cases the mechanism whereby dominance and ranking are achieved and may be used in either ritualized displays or in fighting (Ewer 1968; Geist 1971; Walther 1974).

Only the male nyala has horns; these commence growth at about six months and become more noticeable when they exceed the ear length at about 16 months. The horns are used in various agonistic displays but their size alone does not appear to have a role in determining rank or dominance.

#### *4.2.1.3 Vocal communication*

a. Alarm bark. The alarm call, a staccato dog-like bark, is the most commonly encountered call. It conveys a warning to other nyala and is given when man or a large carnivore is sighted. The reaction of other nyala to the bark is immediate flight.

b. Bleat. A distress "bleat" is uttered by both sexes. It is commonly heard when animals are entangled in game capture nets and was once heard when an adult male was being killed by lions. A similar but lower pitched bleat was heard once when a female had become separated from her calf. The calf bleated and the female returned and rejoined it.

c. Clicking. S. Lombard (pers. comm.) heard a tame female make a soft throaty clicking sound which was only audible at a distance of less than 5 m. It was heard more often when the female was in oestrus or when she was tending a very young calf. A similar call has been described in bushbuck *T. scriptus* (Jacobsen 1974), uttered by a tame female when searching for her calf. This call was not heard during the study, presumably because it is so soft.

The random meeting of animals in an area is sufficient to obviate the need for any vocalisation to contact conspecifics and nyala are essentially silent.

## 4.3 Behavioural patterns

### *4.3.1 Agonistic behaviour*

Some aspects of agonistic behaviour might have been seen but not recognised, an example being the avoidance of one male by another before any behaviour could take place. Those which were recognised have been described in order of increasing aggressive intent.

a. Horning the ground. In the study area population, the animals observed horning the ground were all adult males in Classes V and VI. However, males as young as 18 months were seen horning at a waterhole in Mkuzi Game Reserve.

Horning did not appear to be directed towards other animals. It was frequently executed when the male was alone, and if other animals were present, they showed no noticeable reaction to the horning male.

Horning generally took place in the moist soft ground (Fig. 3) next to the river or waterholes (Mkuzi). The horns would be thrust forward into the ground and then wrestled and twisted upwards to free them. As in other African bovids, where horning has been described, the forehead makes contact with and is rubbed aginst the ground (JOUBERT 1970,



*Fig. 3.* An adult male horning the soft moist ground at the edge of a waterhole

1972; Underwood 1975; Jacobsen 1974). These authors consider the possibility of scent transference but in nyala, where no glands are present in the skin of the forehead, and as the action is not directed to faeces or urine, it is unlikely that any scent transference occurs.

It has been speculated that the horning in bushbuck and sitatunga may be some form of territorial advertising (Walther 1964) but as nyala are not territorial, this cannot be the motive. Furthermore, as the action is not released by a conspecific, it is not redirected aggression and is perhaps symbolic of a behaviour pattern which no longer has a role in the social behaviour of nyala.

b. Weaving and thrashing of vegetation. The distinction between weaving and thrashing by nyala males was clearly noticeable. Weaving was the rather unhurried rubbing of vegetation, usually the stem of a small bush, between the horns and along the sides of the face by moving the head up and down. Thrashing was more violent and the bush was attacked, the horns pointing forwards and the head moving almost in a figure "8" pattern. These actions may be executed individually or one may run into the other.

In weaving, the rather deliberate movement suggests that the animal is marking the stem with a secretion as is done by impala (Jarman 1975) and eland *Taurotragus oryx* (Underwood 1975). However, no scent or secretion was detected on the bushes which had been rubbed. Unlike the fraying done by roe deer *C. capreolus* (Prior 1968), there was no obvious damage to the bush which might serve as a sign to other nyala.

Weaving was seen four times and only Class VI males were involved. On the three occasions in which weaving occurred in the company of others, the other animals showed no discernible reaction to the activity. The context in which weaving was done was never obvious.

Thrashing was seen seven times and all instances were in the company of other animals which showed no reaction. In four observations, thrashing was clearly linked to aggression. Twice thrashing was done by a male immediately after losing a dominance encounter and once, a Class VI male, consorting with a female, thrashed a bush when a Class V male approached to within about 40 m. The latter responded immediately by turning and walking away from the pair.

Thrashing by an animal either after a dominance encounter or before a potential encounter, is regarded as being redirected aggression, as defined by Walther (1974). However, where thrashing occurred without apparently being released by a conspecific, its context remained obscure.

c. Pawing the ground. Pawing the ground with a forefoot was seen only three times during the entire study. It was done exclusively by Class VI males.

Twice the circumstances were considered "stress" situations. The animals were encountered at close quarters and pawing, linked once with ground horning, and the second time with thrashing, appeared to be directed at my vehicle. In the third observation, a male in the company of three others, weaved and then pawed the ground, the activty being ignored by the other males.

Walther (1964) maintained that Tragelaphines lacked the ground-pawing complex present in the behaviour of *Bos* species. It is still present in the nyala but it was never observed in any intraspecific encounter. Where pawing occurs in other ungulates (Hafez et al. 1969; Schaller 1967; Walther 1974), it forms part of an aggressive behaviour pattern.

d. Dominance display. The components of the dominance display have been outlined by Walther (1964) and Tello and van Gelder (1975). These I have divided into three phases, based on their degree of intensity.

In the first phase, a male will not disrupt a "routine" activity (walking, feeding, etc.) but will half raise the dorsal ridge of hair. It is believed that this merely signifies that the male is aware of another's presence. The display becomes more intense in the second phase when the dorsal ridge is fully erected, the head held high and the animal moving with a very characteristic gait (Fig. 4). In this "Imponiergang" (Walther 1964) or "stately walk" (Tello and van Gelder 1975), the legs are raised higher than normal, displaying the orange lower legs



*Fig. 4.* The nyala dominance display. The dominant male on the left has entered the third phase of the display while the submissive male on the right is in the second phase of the display and is turning away to terminate the encounter

and the movement is slow and deliberate. As this phase becomes more intense, the "Imponiergang" becomes slower, the tail is half raised and the neck is lowered until it is in line with the body, the horns held forward (Fig. 4). In its final phase, the animal stops walking and only moves to orientate the side of its body to its opponent. The tail is erected over the rump and the white hairs on its underside are fanned out. The head is lowered and the horns are held pointing forward.

e. Sparring. I saw sparring three times in the study area and twice in Mkuzi. In all cases, the animals involved were evenly matched and only once were they fully mature Class VI males.

Sparring was initiated by the animals lowering their heads and placing their foreheads "carefully" together. The animals then pushed against each other (Fig. 5) until one broke off the encounter with a quick sidestep, the other not pursuing the "loser".

Alternatively, after pushing against each other, both animals would stop and then hold their heads up and sideways on to each other, WALTHER's (1964) "Kopfseitwärtswenden". The sparring would then either be resumed or one would break off the encounter by displacement grooming or feeding. On one occasion, mutual facial grooming took place between two bouts of sparring.

It appeared that „Kopfseitwärtswenden" was an appeasement rather than a threat gesture as it is in some species (WALTHER 1974). Rather than a "present" (GEIST 1971), where the horns are shown to the opponent, it appears as the "displaced alarm display" seen in wildebeest *Connochaetes taurinus* (ESTES 1969), bontebok *Damaliscus dorcas* (DAVID 1973) and eland (UNDERWOOD 1975).



*Fig. 5.* Sparring consists of pushing against each other while the horns are locked together

f. Horn clash. As opposed to sparring, the horn clash, seen twice, was a clear expression of a high level of aggression. In both instances, it occurred when a Class VI male was consorting with a female which, in view of his courtship behaviour, was presumably in oestrus. On each occasion another slightly smaller male approached the others and, without hesitation, the consorting male rushed at the intruder. The single clash of horns was so swiftly delivered and parried that it could not be described. The smaller animal hastily retreated while the larger, not following-up any advantage, returned to the female.

g. Fighting. Fighting, as opposed to sparring, was seen once. Tello and van Gelder (1975) remarked on this and I am aware of only two fights which had been witnessed in the Zululand reserves.

In the fights witnessed by Schütte (1967) and myself, the striking feature was the animals' ferocity and the fact that at no time was any lateral display used; they faced each other at all times. At the site of another fight, one combatant was found killed by a horn thrust through the parietals. This, and the presence of large scars on the necks of many adult males, bear testimony to the danger to the individual of fighting.

h. Aggressive behaviour of females. Only two observations of female aggression were made; in both instances, they were directed towards another female. What precipitated the action was not known but the aggressor in each case lowered her head and ran at the other animal, butting her on the abdomen. The recipient in each case moved away and continued feeding.

### *4.3.2 Patterns of submissive behaviour*

Submissive behaviour patterns are included in this section as they generally result from agonistic behaviour and form part of every dominance encounter.

a. Male submissive behaviour. There were clearly recognisable submissive signals in a dominance encounter but there may have been others too subtle for me to discern. The submissive animal would cease pilo-erection and start a displacement activity such as "Kopf-

seitwärtswenden", the "head-and-tail sweep", grooming or feeding. Head flagging, which WALTHER (1964) interprets as a peace offering, „Friedensangebot", was seen once but not in the study area. While flagging, the submissive animal stepped backwards, away from the still displaying dominant animal.

Only once was a male seen showing submission by holding the head downward-forward and laying the horns back on the neck, this being one of the most common submissive postures used by ungulates (WALTHER 1974).

b. Female submissive behaviour. If submissive behaviour was shown towards other females, I did not recognise it. The submissive posture adopted towards the male during courtship was holding the head and neck downwards and forward.

### *4.3.3 The dominance ritual*

The cause of the ritual, where agonistic and submissive behaviour patterns are combined, is obvious when it occurs in the presence of an oestrous female. However, most observations of the ritual were observed in the absence of females and some took place between males, which shortly beforehand, had been feeding peacefully together. In the study area, I saw 25 dominance rituals and the outcome was clear in only (36%) of these. Whenever a ritual occurred in the presence of an oestrous female, a conclusive outcome was reached but in the displays between males in casual encounters, inconclusive outcomes often resulted.

The ritual starts when one animal, not necessarily the larger, enters phase one of the dominance display. This may take place up to 50 m from the male to which the display is addressed. Why this first phase of the dominance display is ignored in most encounters is not known; it may be that the animals are known to one another and are confident of their status. The challenge is accepted when the animal to which it was addressed goes into a second phase of the display. There are occasions when the threat may be directed at and returned by more than one male. What initiates such an encounter was not determined.

At this stage, the outcome may be settled by one animal showing submission or both animals may show displacement activity with the outcome remaining unclear. Alternatively, the ritual will progress with one animal adopting the third phase of the display while the other slowly circles him. This is identical to the movements of the lateral display in the gaur (SCHALLER 1967).

The animal which exhibited the third phase of the display always achieved dominance in the encounter (Table 14). Where both animals entered this phase (seen once), the outcome was uncertain as both broke off into displacement grooming.

*Table 14*

The situations and outcomes of observations of interactions where the second and third phases (see text) of the nyala dominance display were recorded

| Activity of addresser | Activity of addressee(s) | Outcome of encounter | n Observations |
|---|---|---|---|
| Second phase | No reaction | Not observable | 8 |
| Third phase | No reaction | Not observable | 2 |
| Second phase | Submission, no display | Submission by addressee | 2 |
| Second phase | Second phase | No clear outcome | 5 |
| Third phase | Second phase | Submission by addressee | 7 |
| Third phase | Third phase | No clear outcome | 1 |
| Second phase | Different species | – | 1 |

Animals obviously bigger than their opponents, always proved to be dominant in the outcome of a ritual. Where animals of the same body size contested dominance, the deciding factor was too subtle for me to discern. There was no indication that horn size had a role in deciding dominance (in Fig. 4, the male with the smaller horns is dominant).

The evolution of horns and fighting techniques has been reviewed by GEIST (1966) who concluded that their development has been primarily to serve in intraspecific social conflicts. Although nyala horns play a role in the dominance ritual, horn size, unlike cattle (BOUISSOU 1972) and red deer *Cervus elaphus* (LINCOLN et al. 1970) is less important than body size.

The predominant feature of the nyala's repertoire of agonistic behaviour is the dominance ritual. Dominance displays such as this have evolved to reduce fighting and the possibility of sustaining an injury which might itself lead to death or render the animal more susceptible to death by predation (GEIST 1974). The outcome of the dominance ritual is decided by body size and the anatomical features which serve to emphasize this.

The sparring which occurs mainly in the younger males (Class II to V) may serve to give them the experience to realize that opponents larger than themselves are likely to win any physical encounter. Therefore, as animals become larger and the risk of serious injury greater, the incidence of sparring decreases and dominance is achieved by the display alone. This change in agonistic behaviour with age, where potentially dangerous behaviour is replaced by displays, has been described in other ungulates (ESTES 1974; SPINAGE 1969; KITCHEN 1974).

### *4.3.4 Reproductive behaviour*

a. Testing females for oestrus. Testing for oestrus takes place whenever males come into contact with females during the course of their daily activity. Foci of activity such as waterholes and fruiting trees enhance the chances of visual contact between males and family units. I saw male/female meeting and "testing" 127 times, and among these, only two females were found to be in oestrus. Three male/female meetings were seen where "testing" did not occur.

On joining a female or female group, males test for oestrus by smelling briefly at the base of the tail of adult and sub-adult females (Fig. 6a). In this initial test, the male does not smell the vulva and in contrast to some other ungulates where this form of stimulation causes the female to urinate (EWER 1968), this action elicits no response from the female. The urinary pheromones which signify that a female is in oestrus are apparently powerful enough to be detected without the urine itself having to be sampled.

The testing of females is done by all males of Class IV or older and when a group of males encounters a female group, all the males test the adult and sub-adult females. Although some young (Class III) males have the general appearance of females, none was ever seen tested by older males.

Nyala show the typical lipcurl of "Flehmen" (SCHNEIDER 1930; ESTES 1972) but this is only in response to the testing of an oestrous female (Fig. 6b). Normally, when testing females which are not in oestrus, the male merely raises his head and slightly opens his mouth in the less exaggerated "Flehmen" shown by some gazelles (ESTES 1967, 1972).

Nyala males were twice seen encountering oestrous females and a further 12 oestrous females were seen with one or more males already in attendance. In these instances, whenever the females were tested, the full "Flehmen" lipcurl was exhibited.

b. Oestrous behaviour. In the field, oestrus could not be detected in the absence of any male activity to reveal the female's condition. S. LOMBARD (pers. comm.) observed that his tame female became restless and agitated during oestrus and vocalised frequently with the "clicking" call.

Of six oestrous cycles which LOMBARD (pers. comm.) observed, overt oestrus lasted approximately two days and the females permitted copulation for a period of about six hours towards the end of this period. Observations on an instrumented female M tended to confirm this as she was seen at 10h10 on 30/6/73 with a consorting male. At this stage, she re-




*Fig. 6.* a: Male testing a female for oestrus by smelling at the base of the tail; b: "Flehmen" is exhibited only if the female is found to be in oestrus

jected all his attempts to mate with her and first permitted mating at 09h45 the following day.

c. Courtship and mating. On testing a female and finding her to be in oestrus, the male's first reaction is to move up to her and align his forequarters against her hindquarters in the mounting-intention posture. In all my observations of this initial approach, the female rejected the male's advance by moving away.

The male then follows closely behind her, holding his head and neck stretched forward (Fig. 7a), "Überstrecken", which WALTHER (1974) regards as typical of courtship in Tragelaphines. He repeatedly smells her vulva and frequently pushes his head between her hind legs; BUCHNER and SCHLOETH (1965) termed this "inguinal nuzzling". BUECHNER and SCHLOETH (1965) cite BURCKHARDT (in litt. but never published) as having recorded inguinal nuzzling in nyala and WALTHER (1958) noted it in lesser kudu. In both species, it was only recorded prior to copulation and as it appears to be an infantile action, it may have an appease-

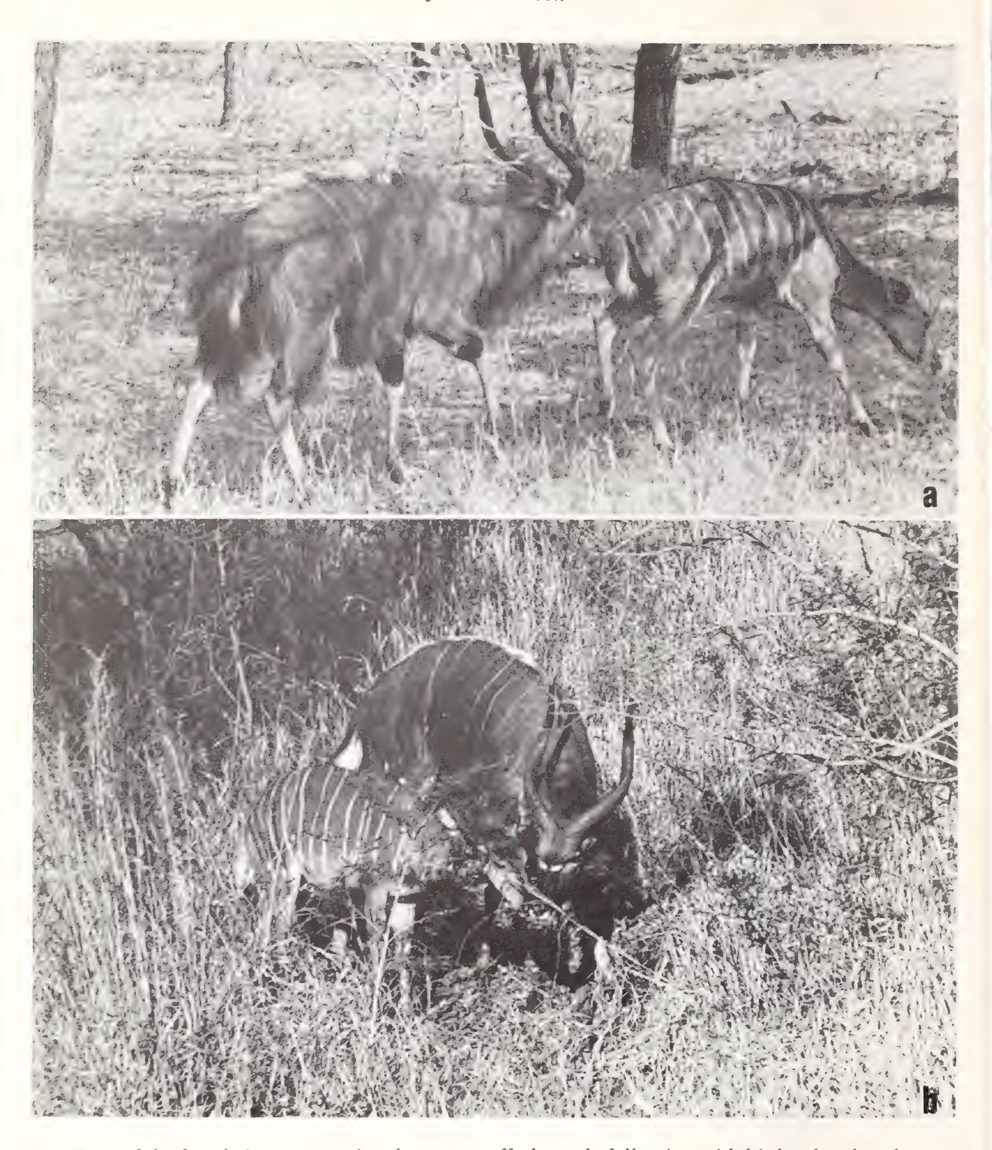



*Fig. 7.* a: If the female is not receptive she moves off, the male following with his head and neck stretched forward. In this case the female is holding her head in the submissive posture and it was assumed that she was almost receptive to the male's advances; b: As the female becomes more receptive, the male blocks her movement away from him. (This female is fitted with a collar and radio transmitter)

ment function. This nuzzling may be conducted so assiduously that the hindquarters of the female are lifted off the ground.

The female shows little reaction to these initial advances though she may sometimes hold her head and neck in the submissive posture when being tested (Fig. 7a) or while walking. Should she remain stationary for more than a few seconds, the male will assume the mounting-intention posture, and if she is unreceptive, her only recourse is to move off. Those oestrous females which were seen with consorting males were not accompanied by any younger animals and it is likely that the action of the courting male or males has a disruptive effect on




*Fig. 8.* a: After blocking the female, the male then presses her neck down into a submissive posture; b: While keeping is head across her neck and withers, the male moves to assume the mounting-intention posture

the normal daily activity of the female unit, resulting in a temporary break in the mother-young bond. This was supported by the observations on female M. During the period she was observed while in oestrus, there was no sign of any calf, yet when she was collected, 32 days later, she was lactating and was accompanied by a calf of approximately nine months old. In Ndumu, two oestrous females were collected during courtship. One was experiencing a post-partum oestrus and the other was lactating but had apparently calved some weeks previously.

This initial phase of pre-copulatory behaviour continues until the female no longer moves off after the testing and inguinal nuzzling. The duration of this lasts at least 24 hours during which the consorting male may have been replaced by progressively more dominant males.

Although the female no longer walks away from the male, she moves a little each time the male takes up the mounting-intention posture. The male then moves to block these small movements of the female. He stands slightly obliquely and shoulder to shoulder with the female (Fig. 7b). He then manoeuvres her into a submissive posture (Walther 1974) by pressing her neck down with his own (Fig. 8a), an action which may have to be repeated a number of times until the female remains in this submissive attitude. The male, keeping his neck across her withers, moves to the mounting-intention position (Fig. 8b) and then, with his head still pressed down on her back, mounts. The copulatory position is typical of that in all Tragelaphines (Walther 1964). The male's body is held low and touching the back of the female and his head is pressed down along her withers.

The courtship and mating involving female M was the only complete sequence I observed and this was terminated prematurely by the animals being disturbed. Once mating had been accepted by the female, it occurred four times in a period of 48 minutes. Copulation lasted between four and 10 seconds, the male making rapid pelvic thrusts (8–16) while the female remained motionless.

That the adoption of the submissive posture by the female is the eventual cue for mating, can be seen when non-receptive females in oestrus have to lower their heads to drink. When this occurs, any consorting male will immediately mount the female who will quickly move off to avoid copulation.

There appears to be no post-copulatory behaviour pattern other than a repetition of the blocking and pressing down of the female's neck which occurs prior to copulation.

Important in the reproductive behaviour of nyala is the duration of the oestrous cycle (about two days) and the fact that mating is permitted only at the end of this period. During the period prior to mating, the female will be attractive to any male she may encounter in her home range. This male will immediately start courting her and as the courtship behaviour is very distinctive, the pair may attract other males which have seen them but are too far away to be aware that the female is in oestrus.

The competition for the right to mate with the female may last for nearly two days and this allows a certain amount of sire selection to occur.

#### *4.3.5 Parturition and post-partum behaviour of female and calf*

a. Parturition. Parturition itself was not seen but I was able to observe a calf born in the game pens in Hluhluwe and its mother, from approximately three minutes post-partum (PP) until four hours PP.

Webb (1974) described the birth of an nyala in captivity. A notable feature of this birth was that two other females assisted the dam in cleaning the calf. In the post-partum behaviour that I observed, although other females were present in the pen, they did not assist in cleaning the calf. The female first ate the membranes then licked the calf for nearly 20 minutes. She then ate all the straw bedding which had been soiled by the birth. The calf first attempted to stand at 20 minutes PP and was successful at 74 minutes PP. Its first attempt to suckle at 120 minutes PP was unsuccessful and it was only at 199 minutes PP that it succeeded in drinking. The female lay down briefly at 30 minutes and 60 minutes PP, and on each occasion, she half rose on her forequarters and appeared to be straining. This was repeated at 127 minutes PP when the placenta was expelled. She immediately rose, licked her vulva and began eating the placenta. A sub-adult female which then joined her, ate approximately half the placenta.

b. Reactions of calf to external stimuli. At 30 minutes PP the calf was able to shake its head in an apparent attempt to dislodge flies. A sudden noise at 55 minutes PP caused the calf to immediately adopt the "lying-out" posture with the head and neck held flat along the ground. It maintained this position for 11 minutes despite the fact that the other animals present paid no attention to the noise.

c. Reactions of female and calf to conspecifics. During and immediately after the birth, the other nyala in the pen did not react towards the female and calf. When the female first lay down (30 minutes PP), a Class II calf came up and groomed her ears, then briefly smelt the calf.

On its second attempt to suckle, the calf tried to drink from a strange female. This female ignored the calf but the mother manoeuvred her away by butting her under the belly with her head and neck.

The sub-adult female which had earlier eaten half the placenta, attempted to suckle from the female. This was rejected by the female, pushing her away with her forehead.

d. "Lying-up". The "lying-up" periods observed by S. LOMBARD (pers. comm.) were between 10 and 14 days. In the study area, I saw the marked female J alone over a period of two days, then 16 days later, accompanied by a calf less than one month old. I presume that the minimum "lying-up" period in this case was 18 days.

The sites in which nyala have been found "lying-up" in Zululand are all in some form of cover (N.P.B. records) and although TELLO and VAN GELDER (1975) record finding two young "lying-up" together, only single young have been found "lying-up" in Zululand.

### *4.3.6 General behaviour*

a. Leadership within the family unit and group. Within the family unit, leadership is clearly with the adult female but when two or more units join to form a female group, no ordered leadership was detected.

b. Leadership within male groups. When male groups formed, there was no apparent leadership when a male asserted dominance via the dominance ritual; no visible advantage was discerned in the absence of an oestrous female.

c. Relationships to other herbivores. Nyala pay little attention to the presence of other herbivores. They will avoid larger herbivores if the latter move towards them but show no alarm in doing so.

Kudu and impala both react to the alarm calls of nyala and look for the source of the alarm. Nyala were seen to react similarly to the alarm calls of impala and baboon.

Although essentially herbivorous, baboon *Papio ursinus* have been recorded killing and eating small nyala calves (N.P.B. records; PIENAAR 1969; TELLO and VAN GELDER 1975). In spite of this, nyala do not avoid the company of baboon and are frequently seen beneath trees in which they are feeding, eating the dislodged fruit and leaves.

d. Reaction to carnivores. Nyala alarm calls were heard in response to the presence of lion *Panthera leo* and hyaena *C. crocuta* and presumably the reaction to other large carnivora would be similar.

e. Reactions to man. Where they have been hunted, nyala are wary of man, their reaction being the same as it is towards carnivores. In addition, it is likely that they confine more of their activity in open habitats to the night time. This accounts for the early view that nyala are secretive (STEVENSON-HAMILTON 1947). As TELLO and VAN GELDER (1975) point out, where afforded protection, nyala extend their activity pattern into daylight hours and lose their shyness of vehicles.

In all the Zululand reserves with the exception of False Bay Park, nyala are wary of people on foot. Around the campsite at False Bay however, nyala have become habituated to man and some, having been fed, now actively approach people in the hopes of reward.

f. Play. TELLO and VAN GELDER (1975) disagree with WALTHER (1964) over the fact that there is "much playing" in the behaviour of nyala. My observations confirm this as, during the entire study, only once was an instance of playing observed; a Class II calf rushed around its mother for approximately 20 seconds.

### 4.3.7 Conclusions on social organisation

Tello and van Gelder (1975) believe nyala to have a dominance hierarchy but the main characteristic of such a hierarchy, namely the simultaneous presence of several adult males together with females in the same group (Leuthold 1974) is absent. As yet, no quantitative data on known male: male interactions have been obtained and consequently, the existence of a hierarchical system has yet to be demonstrated.

The ecological tenets outlined by Geist (1974) suggest that nyala should have a hierarchical system as do the prolonged postmature growth and sexual dimorphism of the males (Estes 1974; Geist 1974). Furthermore, in a species where reproduction may occur at any time of the year, as is the case with nyala, a hierarchical system is more advantageous than the territorial one (Goss-Custard et al. 1972). Nyala may be expected to show a hierarchical system yet this is not apparent, and in view of this doubt, Leuthold (1974) groups the Tragelaphine social organisation in an intermediate category, between a hierarchical and a territorial system.

Owen-Smith (1977) has recently outlined the four basic male mating strategies, and being non-territorial, there are two alternatives into which the nyala may be grouped. These are a stable ranking dominance as is found in buffalo *Syncerus caffer* (Sinclair 1974) and eland (Underwood 1975), and the temporary dominance asserted in the presence of an oestrous female, as occurs in mountain sheep (Geist 1971a) and caribou *Rangifer tarandus* (Lent 1965). There is no stability in male groups and no evidence that there is a stable ranking within any particular area. It is also difficult to visualize how a stable ranking system could exist with the nyala's spatial organisation of overlapping home ranges. A male may have a different ranking in different parts of his home range, depending on the number and sizes of males whose home ranges overlap various segments of his own home range. When it is recognised that this must also apply to all the males whose home ranges overlap with his, the system appears to be too complex to be viable.

I believe that the nyala's social system or mating order is based on a temporary dominance. On all occasions when an oestrous female was observed during courtship, dominance was fiercely contested whereas in a stable ranking dominance, this would be less likely to occur. Females, when in oestrus, may also attract a male whose home range is outside her own, for example when meeting takes place at a waterhole. When she returns to her home range, he will follow her, and if possible, continue to consort with her until she permits mating. With their given spatial organisation, a temporary dominance system is more appropriate than a dominance hierarchy for the nyala mating system as the latter would result in chaos rather than order. I suggest that it is probably the system found in other Tragelaphines with the exception of the eland.

As the Tragelaphines do not display territoriality, one should consider why their alternate form of social organisation is more efficient as a means of enhancing reproductive success. Much of the argument used by Barrette (1977) to illustrate why the muntjac *Muntiacus muntjak* is not territorial is applicable to the Tragelaphines. Because they live in closed habitats at comparatively low densities, territories would have to be fairly large to contain sufficient adult females to make the holding of a territory worthwhile. The territories would also necessarily have to be large in order to affect conspecific males at all.

In a closed habitat, the maintenance of a large territory would, without scent marking, place a high demand on both the energy and time of the territorial male. In open habitats, animals have the advantage of visual communication which means less energy expenditure in advertising and defending a territory than would be necessary in a closed habitat. In closed habitats, the reward in terms of mating opportunity, in exchange for energy and time expenditure, is potentially greater with the Tragelaphine social system than it would be with a territorial one.

## 4.4 Behaviour related to the environment

### *4.4.1 Activity*

The observation of activity patterns was biased in that it was only activity in the open which could be recorded. Furthermore, when the majority of animals were sighted, they were aware of my presence and generally ceased their previously undisturbed activity. For these reasons, activity was examined in two ways.

a. Seasonal activity patterns. All sightings of animals in the open, regardless of their activity, were first grouped seasonally and then into time classes of one hour. To account for variations between time classes and time actually spent in the study area, the data were treated as follows:

$$\frac{\text{n animals seen in time class x}}{\text{total time in study area during time class x}}$$

These animals: time ratios were then illustrated by taking the highest class ratio as being 100 and treating otherssas a percentage thereof (Fig. 9). These data (Fig. 9) give a picture of overall "activity in the open" in hour classes between seasons.

A further breakdown into specific activities was made from 1736 records of the activity of undisturbed animals. Three activity types were quantified: (1) feeding; (2) resting, either standing or lying down; and (3) other, which encompassed undisturbed travel, grooming, drinking and intraspecific behaviour patterns. Within each time class, the data for each activity type were summed and their percentage calculated. As their overall patterns were very similar, the spring and summer activity patterns were grouped together as were those of autumn and winter (Fig. 10).

b. Daily activity. During the day, feeding took place primarily in the early morning and late afternoon. There was a marked difference in feeding activity between the hot spring and summer months, and the cooler autumn and winter months. During the former period, no animals were seen between 10h00 and 14h00; those seen between 09h00 and 10h00 in spring (Fig. 10) had all been disturbed.

During spring and summer, animals were seen resting in the open only during the cooler hours of the day. I assumed that during the middle of the day, when animals were in cover and hidden from view, that they were inactive like the conspecific bushbuck (Jacobsen 1974). In the cooler months between 10h00 and 15h00, nyala were seen resting in the open or in lightly shaded sites.

There was no apparent pattern in the occurrence of intraspecific behaviour patterns, but there was a peak in drinking activity towards midday during autumn and winter. During this period in the study area, most observations of animals drinking were made between 09h00 and 13h00. Owen-Smith (1965) presented data on the drinking times of game in Mkuzi during mid-summer (January). These data probably approximate the drinking times of nyala in Hluhluwe at the same time. In the study area during the spring and summer, few observations of drinking were made and at this time, surface water was abundant and widespread. If there was a drinking peak at midday, this could not be detected as animals were in cover.

Tello and van Gelder (1975) attribute the greater frequency with which nyala are seen during the day in the dry season to their need to wander more widely to find food and water. Neither of these factors is thought to have influenced the amount of time nyala spent in the open in Hluhluwe Game Reserve.

An assessment of 24 hours' activity was made from instrumented animals during May and June. The number of "active" signals received in each time class was converted to a percentage (Fig. 11). There was a decrease in activity between midnight and sunrise, and a marked drop in activity between 13h00 and 14h00. The decrease in activity after midnight has been confirmed by P. Hancock (pers. comm.) while using night viewing equipment to observe hippo *Hippopotamus amphibius* in Ndumu.

c. Activity in response to weather. As outlined above, during hot weather, nyala enter cover and it was during the middle of the day that most "resting" was recorded. When resting during this period, animals were only seen standing; presumably this is because, as in the red kangaroo *Megaleia rufa* (RUSSELL 1971), it permits a greater surface area for evaporative cooling than lying down.

The response of nyala to rain and cold was to remain in cover and during these conditions,

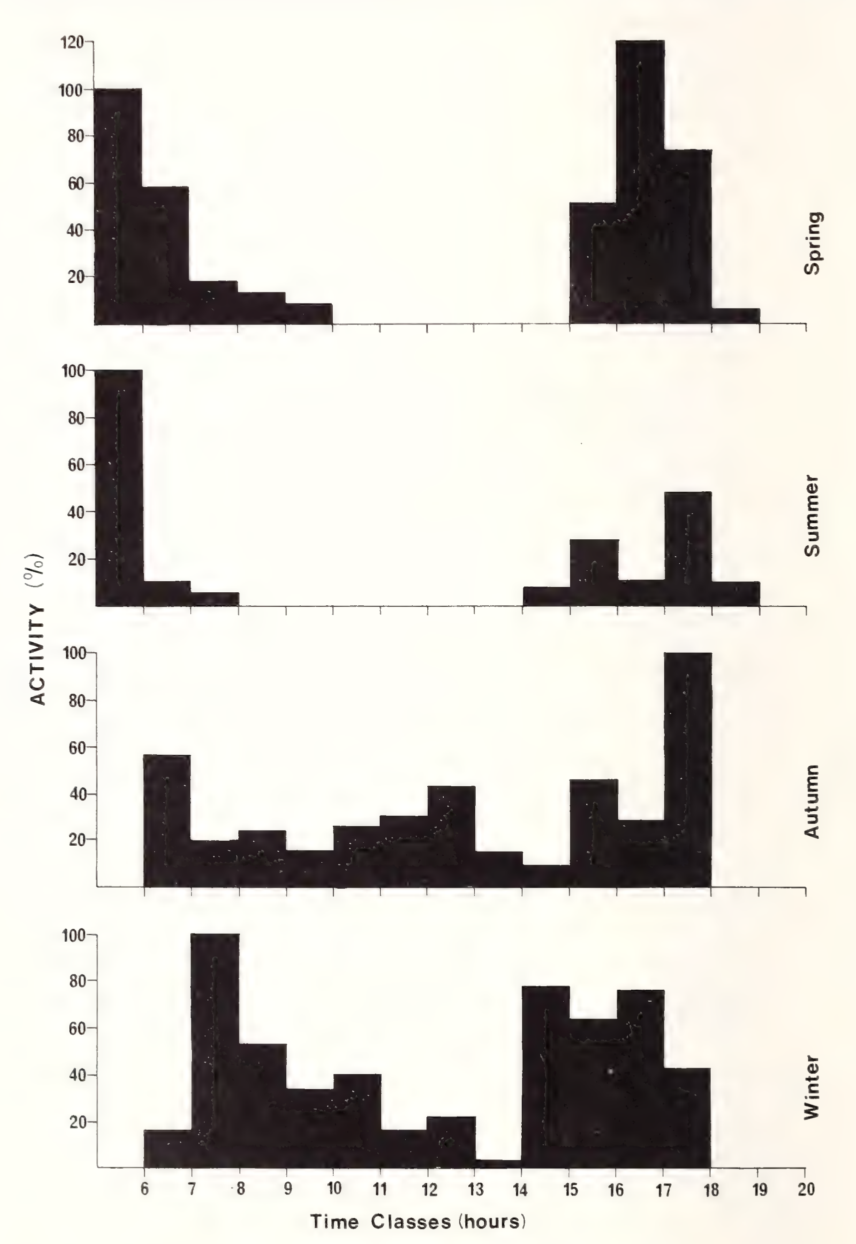



*Fig. 9.* Seasonal differences in diurnal "activity" of nyala in Hluhluwe Game Reserve. (For the explanation of the calculation of "activity %", refer to text)

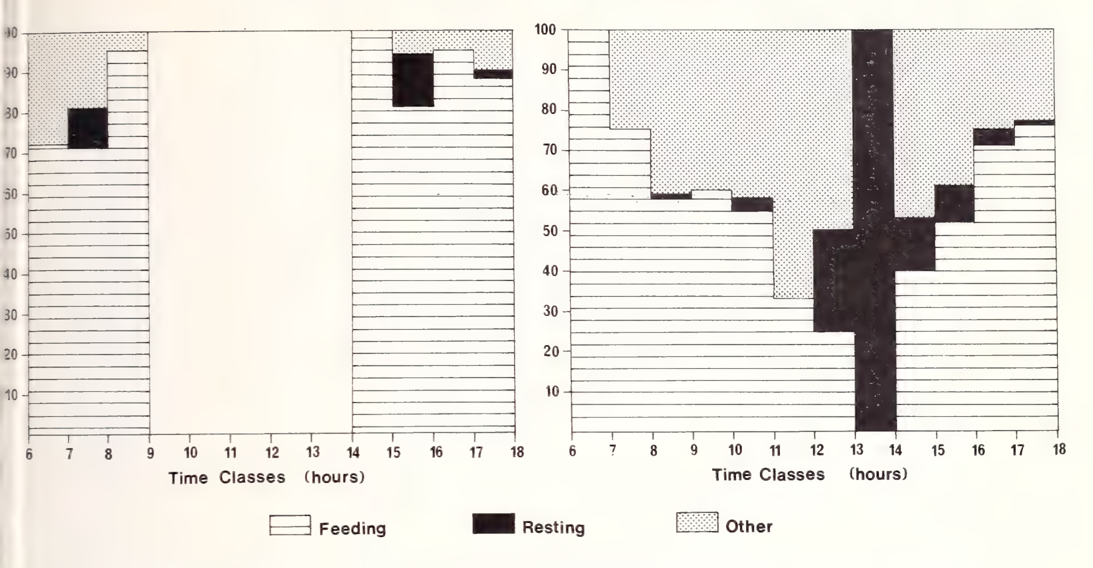



*Fig. 10.* The patterns of observed activity of nyala during spring/summer (above) and autumn/winter (below)

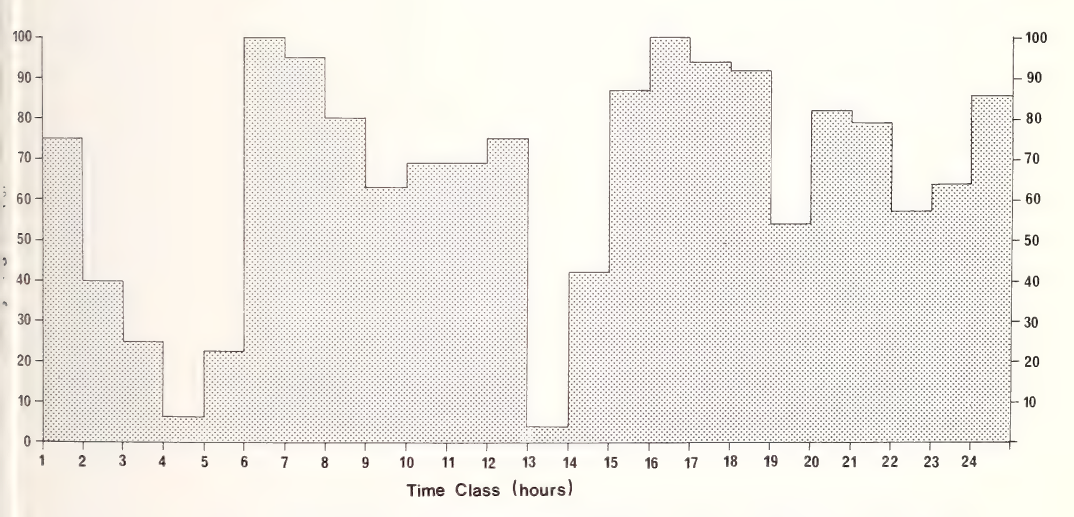



*Fig. 11.* An assessment of 24-hour activity during May and June (winter), determined from 496 telemetry readings

nyala were rarely seen, regardless of the time of day. It is perhaps pertinent that two of the three sightings of nyala lying down during the day were made during cool weather while there was a light drizzle. This my have been a reaction to the weather conditions as their exposed surface area was decreased and heat loss thereby reduced.

It would appear that thermoregulation is the main factor responsible for the seasonal changes in their activity in the open. During hot weather they seek shade and in inclement weather shelter, thus highlighting the importance of closed cover as a component of nyala habitat.

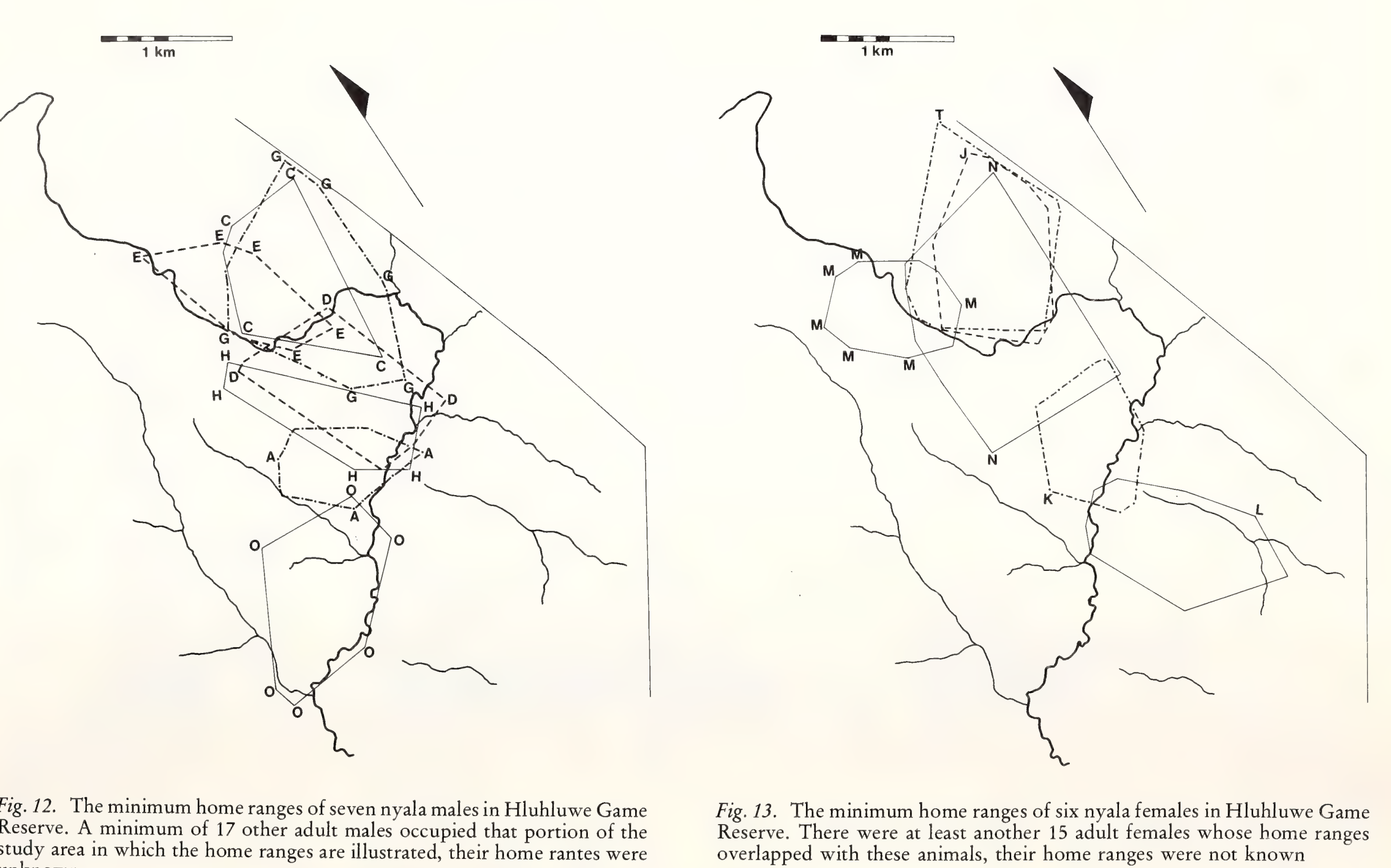



*Fig. 12.* The minimum home ranges of seven nyala males in Hluhluwe Game Reserve. A minimum of 17 other adult males occupied that portion of the study area in which the home ranges are illustrated, their home rantes were unknown

*Fig. 13.* The minimum home ranges of six nyala females in Hluhluwe Game Reserve. There were at least another 15 adult females whose home ranges overlapped with these animals, their home ranges were not known

### *4.4.2 Spatial behaviour*

No data were collected which might suggest that nyala of either sex were territorial. This confirmed TELLO and VAN GELDER'S (1975) findings that the non-exclusive and overlapping areas occupied by nyala were home ranges as defined by WALTHER (1972).

a. Home range size. Using the data on the resightings of recognisable or marked animals and the relocation of instrumented animals (Table 2), the areas of activity of animals were plotted using the "Minimum Area" method (STICKEL 1954). Only the data from animals which had been relocated 10 or more times were used (six males and six females).

The size of each minimum area polygon (Fig. 12 and Fig. 13) and the amount of each vegetation type within each polygon, were calculated (Table 15). The mean home range size for adult males was 0.65 ± 0.099 $km^2$ ($\bar{x}$ ± SEM) and for adult females, 0.83 ± 0.16 $km^2$ ($\bar{x}$ ± SEM). There was no significant difference in home range size between sexes.

*Table 15*

**The minimum home range sizes of 13 nyala home ranges and the vegetation community percentage composition within each**

| Animal | Sex | Minimum area ($km^2$) | Forest | Tall *Acacia karroo* | Short *Acacia karroo* | *Combretum* community | *Acacia caffra* | *Maytenus* sp. | Grassland |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| G | M | 1.05 | 26.3 | 23.9 | 11.1 | – | – | – | 38.6 |
| E | M | 0.43 | 25.9 | 40.2 | – | – | – | – | 33.3 |
| C | M | 0.68 | 22.3 | 40.4 | 11.7 | – | – | – | 25.6 |
| D | M | 0.86 | 11.2 | 10.5 | 27.2 | – | – | – | 51.1 |
| A | M | 0.38 | 11.4 | 9.1 | – | – | – | – | 79.5 |
| O | M | 0,77 | 14.3 | 4.5 | – | – | – | 0.6 | 80.5 |
| H | M | 0.39 | 19.2 | 35.2 | 15.8 | – | – | – | 29.8 |
| N | F | 1.39 | 11.5 | 33.3 | 1.9 | – | – | – | 36.2 |
| K | F | 0.48 | 32.3 | 42.2 | – | – | – | – | 54.6 |
| T | F | 1.16 | 24.2 | 36.8 | – | – | – | – | 39,0 |
| J | F | 0.74 | 37.1 | 45.0 | – | – | – | – | 17.9 |
| L | F | 0.78 | 13.4 | 39.9 | – | 1.9 | 16.4 | 19.6 | 8.7 |
| M | F | 0.42 | 16.4 | 32.5 | 14.1 | – | – | – | 37.1 |

There was extensive overlapping of home ranges, both within and between sexes. Monopolized zones (JEWELL 1966) and core areas (KAUFMANN 1962 in JEWELL 1966) were not detected and judging by the indifference with which conspecifics are treated, it is unlikely that they occur. Insufficient data were obtained to enable observations on home range size of sub-adult males.

b. Habitat components of home ranges. Of the vegetation types within each home range, the one which appeared to be the most essential was forest which in all cases, constituted more than 10% of the home range. The tall *Acacia karroo* and grassland communities occurred to varying extents within each home range but their presence did not appear to be important whereas forest provided essential escape cover and shade throughout the year.

A source of available water was present in each home range. This may be essential to animals which are used to year-round water availability but, as DAVISON (1971) and TELLO and VAN GELDER (1975) have described populations which survive some months of the year without drinking, it does not apply generally.

c. Diurnal and nocturnal use of the home range. The data from some instrumented animals showed that there were parts of the home range which animals only occupied at night (Fig. 14). The most accurately known male and female home ranges showed that the areas occupied at night comprised up to 27.6% (N) of the entire home range. The areas occupied at

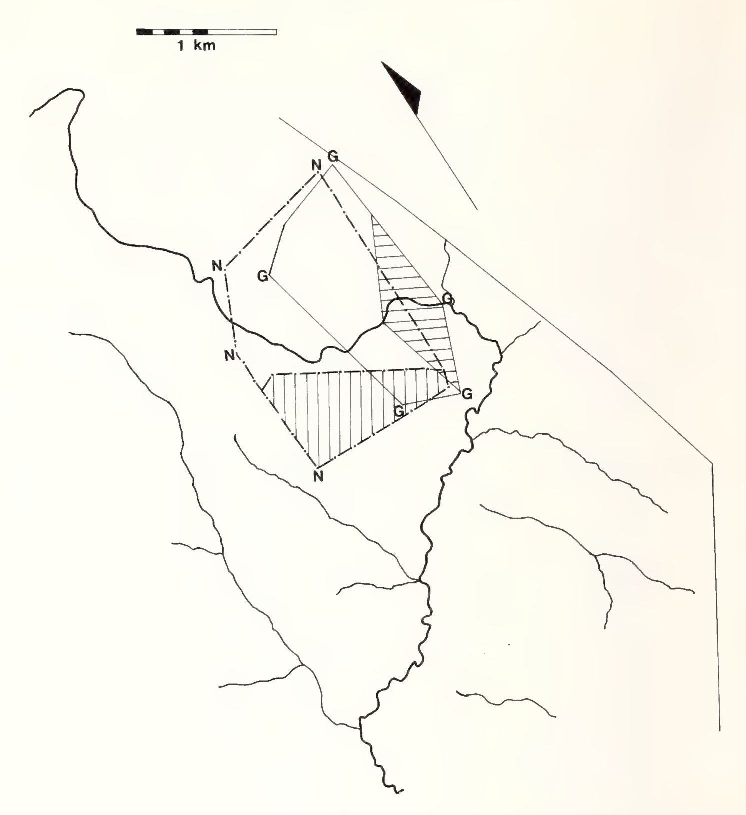



*Fig. 14.* The areas of nocturnally used home range (shaded) of an nyala male (G) and female (N)

night were primarily open, and grassland and short *Acacia karroo* scrub comprised a significantly greater percentage of the nocturnally occupied part of the home range than that occupied by day (male G, day home range 49.7%, night home range 92%, $p < 0.001$; female N, day home range 38.1%, night home range 95.3%, $p < 0.001$).

In Ndumu, the most open vegetation communities were the floodplains and their occupancy by nyala was almost exclusively at night.

Although the data for the individual animals (N and G) showed that there were areas exclusively occupied at night, other animals were occasionally seen in parts of these areas during the day. With prolonged observations, I suspect that the animals would eventually have been recorded in these open areas during the day. The data do, however, indicate that open areas within the home range were used more often at night than during the day. This differs to Tello and van Gelder's (1975) findings that in Zinave, Mocambique, the nyala spend most of the night in thickets.

d. Dispersion. A female nyala, on the birth of her first calf, will remain in the vicinity of her parental family unit and these two units will frequently associate for short periods of time. Because of this prolonged association, dispersion by females is probably a very slow process.

There is no adequate information on the dispersion of males from the family unit; in their case, there is some coercion to leave the family unit. When a male has reached the Class III age class and the adult female comes into oestrus, larger males will not tolerate his presence in the vicinity of the female and he will be displaced. He may return to the family unit once the

female is no longer in oestrus but as the average female in Zululand experiences three oestrous cycles between pregnancies (ANDERSON 1978), he will be repeatedly driven from the group. At this stage, Class III males are found more often in association with males than females, but whether this is within the parental home range or not is not known.

e. Seasonal changes in home range. By the end of March 1973 the river in the study area stopped flowing and a month later, surface water was available at only three points along its course.

As successive pools dried, recognisable animals extended their known home range to encompass the nearest available pool. At this stage of the dry season, nyala from the adjoining catchment to the west of the study area came to drink on the river and immediately thereafter, returned to their former home range. This distance from the middle of the adjoining catchment to the drinking point in the study area was only 2.1 km.

f. Permanence of home ranges. On completion of the study, the last sightings of surviving marked and recognisable animals were all within their home ranges. Sightings of marked animals, made by other observers some time after completion of the study, showed no changes in their known home range. One adult female (RW) was seen in June 1975, 27 months after being marked, less than 500 m from the site of her original capture.

## Acknowledgements

I am grateful to the Natal Parks, Game and Fish Preservation Board for the opportunity to study the nyala and for permission to submit this paper for publication.

I wish to thank D. DENSHAM for his assistance in the capture and marking of animals, S. LOMBARD and T. SKINNER for the observations on their tame nyala, Professors P. A. JEWELL and J. HANKS and Mr. D. WILLIAMSON for their comments on the earlier drafts of this manuscript, Prof. HENRIETTE OBOUSSIER for translating the summary, and Mrs. E. K. BROOKS and Miss E. A. ROY for typing.

## Zusammenfassung

*Über soziale Organisation und Verhalten des Nyala, Tragelaphus angasi Gray, 1849*

Die hier vorgelegten Ergebnisse beruhen auf Beobachtungen, die im Zeitraum April 1971 – August 1973 in Wildreservaten des Zululandes durchgeführt wurden. Die Daten wurden in Hluhluwe erarbeitet und in Ndumu und Mkuzi ergänzt.

Die soziale Organisation der Nyala basiert auf der Mutterfamilie, bestehend aus dem Muttertier und ihren Nachkommen. Die charakteristische Gruppengröße von 5,61 wird gebildet aus zwei oder mehr Mutterfamilien. Diese Gruppenbildung beruht nicht auf Zufall, sondern wird begünstigt durch verwandtschaftliche Bindungen.

Die Söhne verlassen die Mutterfamilie im Alter von 14–24 Monaten und suchen die Gemeinschaft von anderen Männchen auf, bevorzugt von solchen gleichen Alters. Die Größe dieser Männchengruppe wird mit 2,73 charakterisiert. Diese Gruppen sind nicht fest gefügt und selten länger als während eines Tages konstant. Mit fortschreitendem Alter und zunehmender Körpergröße werden die Männchen dominanter und immer mehr Einzelgänger.

Die Nyalamännchen sind nicht territorial, der Erfolg bei der Werbung beruht auf temporärer Dominanz in Gegenwart eines brunftigen Weibchens. Die Dominanz wird begründet durch Imponierverhalten mit seitlicher Schaustellung unterstützt durch Körpergröße und Aufrichten des Haarkammes.

Männchen und Weibchen bewohnen Areale, die sich überschneiden und im Untersuchungsgebiet etwa 1 $km^2$ groß sind. Diese Wohngebiete können, wenn kein Oberflächenwasser vorhanden ist, vergrößert werden. Die Töchter verbleiben später im oder nahe dem Wohngebiet der Mutter. Der Umfang der Wanderungen der Söhne nach Verlassen der Mutterfamilie ist noch nicht eindeutig erkennbar.

Die Nahrungsaufnahme der Nyala findet statt in den Stunden des frühen und späten Tageslichtes. Wasserstellen werden zumeist in den späten Morgenstunden aufgesucht, wenn möglich täglich. Während der heißen Tagesstunden oder bei ungünstiger Witterung verbleibt die Nyala im Dickicht, welches sich im Wohnbereich befinden muß. Wenn das Verhalten der Nyala nicht durch Menschen beeinflußt wird, wird der größte Teil des Tages im vergleichsweise offenen Gelände verbracht.

In Jagdgebieten hingegen wird dichterer Busch bevorzugt. Man kann die Nyala jedoch vorsichtig an Menschen gewöhnen.

**Literature**


ANDERSON, J. L. (1978): Aspects of the ecology of the nyala (*Tragelaphus angasi* Gray, 1849) in Zululand. Unpubl. Ph. D. thesis, Univ. London.

BARETTE, C. (1977): Some aspects of the behaviour of muntjacs in Wilpattu National Park. Mammalia **4**, 1–34.

BERGERUD, A. T. (1974): The role of the environment in the aggregation, movement and disturbance behaviour of caribou. In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Ed. by GEIST, V., and WALTHER, F. IUCN Publ. new series No. 24, 552–584.

BUECHNER, H. K.; SCHLOETH, R. (1965): Ceremonial mating behaviour in Uganda Kob (*Adenota kob thomasi* Neumann). Z. Tierpsychol. **22**, 209–225.

COLE, L. C. (1949): The measurement of interspecific association. Ecology **30**, 411–424.

CROOK, J. H.; GARTLAN, S. S. (1966): Evolution of primate societies. Nature **210**, 1200–1203.

DAVID, J. H. M. (1973): The Behaviour of the Bontebok, *Damaliscus dorcas dorcas* (Pallas 1766), with special reference to territorial behaviour. Z. Tierpsychol. **33**, 38–107.

DAVISON, G. (1971): Some observations on a population of nyala *Tragelaphus angasi* (Gray) in the S. E. Lowvled of Rhodesia. Arnoldia **5**, 1–8.

DENSHAM, W. D. (1974): A method of capture and translocation of wild herbivores using opaque plastic material and a helicopter. Lammergeyer **21**, 1–25.

DORST, J.; DANDELOT, P. (1970): A Field Guide to the Larger Mammals of Africa. London: Collins.

DOUGLAS-HAMILTON, I.; DOUGLAS-HAMILTON, O. (1975): Among the Elephants. London: Collins and Harvill.

ESTES, R. D. (1967): The comparative behaviour of Grant's and Thomson's gazelles. J. Mammalogy **48**, 189–209.

— (1969): Territorial behaviour of the wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell, 1823). Z. Tierpsychol. **26**, 284–370.

— (1972): The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. Mammalia **36**, 315–341.

— (1974): Social organisation of the African Bovidae. In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Ed. by GEIST, V., and WALTHER, F. IUCN Publ. new series No. 24, 166–205.

EWER, R. F. (1968): Ethology of Mammals. London: Logos Press.

GEIST, V. (1966): The evolution of horn-linke organs. Behaviour **27**, 175–214.

— (1971): Mountain Sheep. A study in behaviour and evolution. The University of Chicago Press.

— (1974): On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. Am. Zool. **14**, 205–220.

GOSS-CUSTARD, R. D.; DUNBAR, R. M.; ALDERICH-BLAKE, F. P. G. (1972): Survival, mating and rearing strategies in the evolution of primate social structure. Folia Primatol **17**, 1–19.

HAFEZ, E. S. E.; SCHEIN, M. W.; EWBANK, R. (1969): The Behaviour of Cattle. In: The Behaviour of Domestic Animals. Ed. by HAFEZ, E. S. E. London: Baillere, Tindall and Cassell.

HALTENORTH, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla 1 (18). Handbuch der Zoologie **8** (32). Berlin: Walther de Gruyter.

HIRTH, D. H. (1977): Social behaviour of white-tailed deer in relation to habitat. Wildl. Monogr. **53**.

JACOBSEN, N. H. G. (1974): Distribution, home range and behaviour patterns of bushbuck in the Lutope and Sengwa Valleys, Rhodesia. J. sth. Afr. Wildl. Mgmt Ass. **4**, 75–93.

JARMAN, M. V.; JARMAN, P. J. (1973): Daily activity of impala. E. Afr. Wildl. J. **11**, 75–92.

JARMAN, P. J. (1974): The social organisation of antelope in relation to their ecology. Behaviour **48**, 215–267.

JARMAN, P. J.; JARMAN, M. V. (1974): Impala behaviour and its relevance to management. In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Ed. by GEIST, V., and WALTHER, F. IUCN. Publ. new series No. 24, 871–881.

JEWELL, P. A. (1966): The Concept of Home Range in Mammals. Symp. Zool. Soc. Lond. **18**, 85–109.

JUNGIUS, H. (1971): The Biology and Behaviour of the Reedbuck (*Redunca arundinum* Boddaert, 1785) in the Krüger National Park. Mammalia depicta 6. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.

JOUBERT, S. C. J. (1970): A study of the social behaviour of the roan antelope, *Hippotragus equinus equinus*. M. Sc. thesis, Univ. of Pretoria.

— (1972): Territorial behaviour of the tsessebe (*Damaliscus lunatus lunatus* Burchell) in the Krüger National Park. Zool. Afr. **7**, 141–156.

KAUFMANN, J. H. (1962): Ecology and social behaviour of the coati, *Nasua marica*, on Barro Colorado Island, Panama. Univ. Calif. Publ. Zool. **60**, 95–222.

KITCHEN, D. W. (1974): Social Behaviour and Ecology of the Pronghorn. Wildl. Monogr. **38**, 1–96.

LENT, P. C. (1965): Rutting behaviour in a barren-ground caribou population. Anim. Behav. **13**, 259–264.

LEUTHOLD, W. (1970): Ethology and game management. Trans. IX Int. Cong. Game Biol., 78–88.

— (1974): Observations on home range and social organization of lesser kudu, *Tragelaphus imberbis* (Blyth, 1864). In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Ed. by GEIST, V., and WALTHER, F. IUCN Publ. new series No. 24, 206–234.

— (1977): African Ungulates: a comparative review of their biology and behavioural ecology. Berlin: Springer.

Lincolin, G. A.; Youngson, R. W.; Short, R. V. (1970): The social and sexual behaviour of the red deer stag. J. Reprod. Fert., Suppl. **11**, 71–103.
Moen, A. N. (1973): Wildlife Ecology. London: Freeman & Co.
Owen-Smith, R. N. (1965): Utilization of Bube Pan by Game. Univ. Natal Wildlife Soc. Newsletter No. **3**, 5–9.
Owen-Smith, N. (1975): The problem of territoriality, with reference to the Tragelaphine antelopes. In: Die Soogdiernavorsingsinstituut 1966–1975. Publ. van die Univ. Pretoria. Nuwe Reeks Nr. 97–1975, 80–82.
— (1977): On territoriality in ungulates and an evolutionary model. Quart. Rev. Biol. **52**, 1–38.
Owen, R. (1970): Some observations in sitatunga in Kenya. E. Afr. Wildl. J. **8**, 181–195.
Peek, J. M.; Le Resche, R. E.; Stevens, D. R. (1974): Dynamics of moose aggregations in Alaska, Minnesota and Montana. J. Mammalogy **55**, 126–137.
Pienaar, U. de V. (1969): Predator-prey relationships amongst the larger mammals of the Krüger National Park. Koedoe **12**, 108–176.
Pocock, R. I. (1910): On the specialized cutaneous glands of ruminants. Proc. Zool. Soc. Lond. 840–986.
Prior, R. (1968): The roe deer of Cranbourne Chase. Oxford: Oxford Univ. Press.
Reynolds, R. J. (1972): Sexual dimorphism in Accipiter hawks – a new hypothesis. Condor **74**, 191–197.
Russell, E. M. (1971): Changes in behaviour with temperature in the red kangaroo, *Megaleia rufa.* Aust. J. Zool. **19**, 191–197.
Schaller, G. B. (1967): The Deer and the Tiger. Chicago and London: Univ. Chicago Press.
Schenkel, R. (1966): On sociology and behaviour in impala (*Aepyceros melampus saura* Matschie). Z. Säugetierkunde **31**, 117–205.
Schneider, K. M. (1930): Das Flehmen. Zool. Gart. **3**, 183–198.
Schütte, G. (1967): Typed report. Natal Parks, Game and Fish Preservation Board.
Simpson, C. G. (1972): An evaluation of seasonal movement in greater kudu populations – *Tragelaphus strepsiceros* Pallas – in three localities in southern Africa. Zool. Afr. **7**, 195–205.
Sinclair, A. R. E. (1974): The social organization of the East African buffalo. In: The behaviour of the ungulates and its relation to management. Ed. by. Geist, V., and Walther, F. IUCN Publ. new series No. 24, 676–689.
Smithers, R. H. N. (1966): The mammals of Rhodesia, Zambia and Malawi. London: Collins.
Spinage, C. A. (1968): A quantitative study of the daily activity of the Uganda defassa waterbuck. E. Afr. Wildl. J. **6**, 89–93.
— (1969): Territoriality and social organisation of the Uganda defassa waterbuck *Kobus defassa ugandae.* J. Zool., Lond. **159**, 329–361.
Stevenson-Hamilton, J. (1947): Wild Life in South Africa. Cassell.
Stickel, L. F. (1954): A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. J. Mammalogy **35**, 1–15.
Tello, J. L. P. L.; Gelder, R. G. van (1975): The natural history of nyala *Tragelaphus angasi* (Mammalia, Bovidae) in Mocambique. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **155**, 321–386.
Underwood, R. (1975): Social behaviour of the eland (*Taurotragus oryx*) on Loskop Dam Nature Reserve. M. Sc. thesis. Univ. Pretoria.
Walther, F. R. (1964): Verhaltenstudien an der Gattung *Tragelaphus* De Blainville, 1816, in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. Z. Tierpsychol. **21**, 393–467; **21**, 642–646.
— (1966): Mit Horn und Huf. Berlin und Hamburg: Paul Parey.
— (1972): On age class, recognition and individual identification of Thomson's gazelle in the field. J. sth. Afr. Wildl. Mgmt. Ass. **2**, 9–15.
— (1972a): Social grouping in Grant's Gazelle (*Gazella granti* Brooke, 1827) in the Serengeti National Park. Z. Tierpsychol. **31**, 348–403.
— (1974): Some reflections on expressive behaviour in combat and courtship of certain horned ungulates. In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Ed. by Geist, V., and Walther, F. IUCN Publ. new series No. 24, 56–106.
Waser, P. (1975): Spatial associations in a "solitary" ungulate; the bushbuck *Tragelaphus scriptus* (Pallas). Z. Tierpsychol. **37**, 24–36.
Webb, J. (1974): Observations on the birth of an nyala *Tragelaphus angasi.* Int. Zoo Yearbk. **14**, 112–118.

*Author's address:* Jeremy L. Anderson, Umfolozi Game Reserve, P. O. Box 99, Mtubatuba 3935, South Africa

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

# Observations on a remarkable association of the rhesus monkey (Macaca mulatta villosa) with the Himalayan langur (Presbytis entellus schistaceus) in the Kumaun Himalayas, India

By S. M. Das and B. D. Sharma

*Kumaun University, Nainital, India*

*Receipt of Ms. 27. 6. 1979*

The ethology of Indian primates in the wild is still little known, specially with regard to the behaviour between two different generic groups. During the course of observations on the ecology of high altitude wild mammals the authors had the unique opportunity to observe and record a remarkable close association between the Himalayan langur (*Presbytis entellus schistaceus*) and the Indian rhesus monkey (*Macaca mulatta villosa*).

*Presbytis e. schistaceus* is the long-limbed, long-tailed (60–75 cms high, tail 90–100 cms) primate with a weight of 16–21 kg. The Himalayan race has a heavier coat of hair and is longer whiskered than the plains race, *P. entellus entellus*. The head is almost white and face black. The body colour is pale grey in Kumaun langurs and the hands and feet are grey, and not black as in *Presbytis e. entellus*. The winter coat in Himalayan forms is more luxuriant than in summer. The males can be distinguished from the females by their much larger size, and copius long hair above the eyebrows, forming a bonnet-like structure.

*Macaca mulatta villosa*, the thick-set, short tailed squat rhesus monkey of Himalayan foot hills is almost 60 cms high and weighs from 6–8 kg. The general body colour is brown, while the hairs on the head radiate backwards from the forehead. The loins and rump callosities are orange-red and the winter coat is thick.

A large troupe of the langurs and a small one of rhesus monkeys was observed near Hanumangarhi hill, Nainital (in the first week of September, 1978), to consort together as one group in a remarkable manner. There were 22 langurs of various ages and sizes, while the rhesus monkeys were only eight in number. The troupe of langurs consisted of two large males, two groups of eight adult females and younger langurs of different age groups, there being four baby-langurs in the group. The eight rhesus monkey's group was made up of one large male (the leader), two large females, three smaller females and two baby monkeys.

They were romping about in a ravine, at a height of about 2000 m situated between two stands of mixed oaks, firs, cypresses and conifers. To our utter amazement one large female langur was moving about on the ground, breast feeding a tiny rhesus baby of a dark brown colour with a short tail. While another rhesus baby was riding piggy-back on a medium sized male langur.

The two large male langurs took up position, one on each side of the ravine, each on a high boulder, as soon as they espied us. The females and younger langurs took to the trees and bounded about from branch to branch. But the large ones remained on the ground rocks, together with the rhesus monkeys, feeling quite safe even when we approached them close to fifty metres. The baby rhesus maintained their positions, one under the breast of an adult

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4502-0124 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 124–125
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

female langur and the other fantastically piggy-back on a younger male. Four half grown baby langurs accompanied their mothers, who moved leisurely to the foot of a tall tree.

However, the large male rhesus (very large for the species) ran up the slope and took up the guard position on a rock. Thus the whole troupe appeared guarded by three sentinels-two on the sides and one up behind the group.

On approaching still nearer one male sentinal langur gave a sharp guttural note, at which all the langurs (with the two baby rhesus on them) bolted up the trees on the sides of the ravine and bounded from tree to tree. The rhesus monkeys on the other hand moved slowly (but in alert condition) to the nearest trees, and climbing up about 3 metres above ground, sat watching us closely. The large male rhesus, however, did not move from its sentinal position. The entire action described above took hardly twenty minutes.

On our receding from the scene, the large male rhesus descended from its high perch and started peeping into cervices of the boulders and rocks and tree-roots, as it was doing before we disturbed them. The langurs and rhesus monkeys also came down to the lower branches of the trees, and busied themselves eating up the new fruits, leaves and buds around them.

A most hazardous and important impact on man of this close association between langurs and rhesus monkeys is the serious health hazard posed by disease transfer from animals to man (Hull 1955). The disease called 'K F D' (Kyasanur Forest Disease) which causes high mortality in both wild primates and man is caused by a virus (K F D virus) for which the main vectors are ticks (haematophagous arthropods). The wild primates (specially langurs) are the reservoirs. The close association observed above would cause tick transfer from langurs to monkeys and then to man (since rhesus are always associated with man sometime or other). Thus a chain of virus infections arises from wild langurs to man.

The amazing feature in our observations was the 'at home' congeniel atmosphere between the two groups of primates of different genera. This close association appeared to be of mutual benefit, veering to commensalism (food sharing), a remarkable sight not observed by the authors in their long experience of mammals of high altitudes from Kashmir to Nepal. The mutual benefits of this association appear to be: the langurs keeping a tree top watch, and giving warning call at danger; the rhesus keeping a ground watch, specially for snakes and prowling carnivores; the safety offered to langurs by the rhesus from harm by man, as it is venerated and not harmed by man; langurs drop food from trees for the rhesus, while the rhesus pull out edible roots, herbs, and plants, from rock crevices for the langurs who cannot find them easily among the rocks.

This extremely remarkable co-operation in danger and commensalism and even in community suckling of babies between two different genera of primates, appears to be a unique phenomena in the wildlife of the Kumaun Himalayas not recorded anywhere in literature, except for some records of consortment (without any mention of commensalim, intergeneric sucking and baby carrying) (Prater 1961; Gee 1969).

## References

Gee, E. P. (1969): The wildlife of India. London: Collins.
Hull, T. G. (1955): Diseases transmitted from animals to man. Springfield, I11.: Charles C. Thomas.
Prater, S. H. (1961): The book of Indian Animals. Bombay Nat. Hist. Soc.
Roonwal, M. L.; Mohnot, S. M. (1976): Primates of South Asia: Ecology, Sociology and Behaviour. Cambridge: Howard University Press.

*Authors' address:* Dr. S. M. Das and Dr. B. D. Sharma, MAB Govt. of India Project, Department of Zoology, MAD/DST Lakes Project, University of Nainital, Nainital (U.P.), India

# Das Rhinarium von Nectogale elegans und anderen Wasserspitzmäusen (Mammalia, Insectivora)

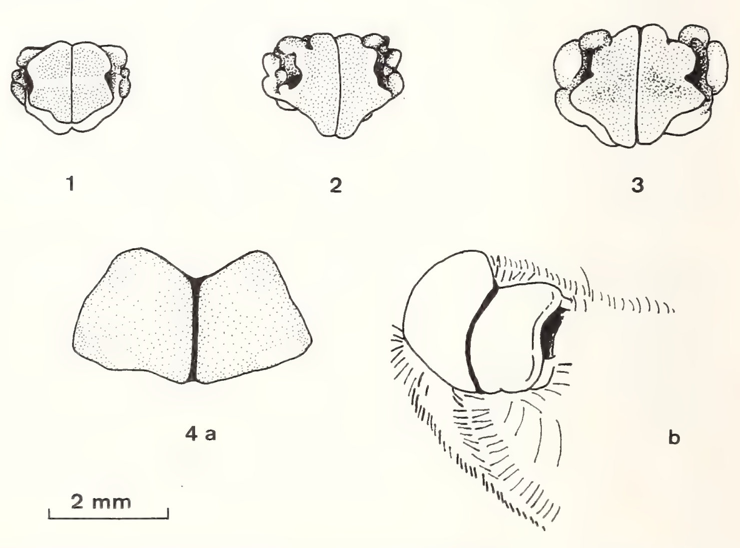
Von R. Hutterer

*Eingang des Ms. 20. 11. 1979*

Unter den Spitzmäusen (Familie Soricidae) ist *Nectogale elegans* am vollkommensten an ein Leben in schnellfließenden Gebirgsbächen angepaßt; nur diese Spitzmaus weist Schwimmhäute zwischen den Zehen und einen mehrfach gekielten Schwanz auf. Leider ist die Art so selten oder schwer zu erbeuten, daß bis heute kaum mehr über ihr Äußeres und ihre Lebensweise bekannt ist als vor hundert Jahren. 1872 veröffentlichten Alphonse und H. Milne-Edwards eine detaillierte Beschreibung der ersten von David in West-China gefangenen Tiere; dieses Werk stellt bis heute die wesentliche Informationsquelle über *Nectogale* dar.

An einem in Alkohol konservierten Tier aus Burma konnte ich das Rhinarium untersuchen. Für die Ausleihe des kostbaren Materials danke ich Dr. S. Anderson und Dr. P. Goldstein vom American Museum of Natural History, New York. Das untersuchte Tier stammt aus einer kleinen Serie von 4 Alkoholstücken, die Anthony (1941) aus Nord-Burma mitbrachte. Martin (1967) beschrieb nach einem ♂ dieser Serie Genitaltrakt und Penis.

Im Vergleich zu anderen Spitzmäusen ist das Rhinarium bei *Nectogale* auffällig modifiziert. Es besteht aus einer flachen, verhornten Platte, die in ihrer Mitte durch einen Spalt in zwei trapezförmige Hälften geteilt ist (Abb. 1). Beim vorliegenden Tier ist es 4,2 mm (Breite) × 2,3 mm (Höhe) groß. Die Oberfläche ist glatt, aber leicht pigmentiert; beide Hälften weisen an ihrer unteren Kante einen ovalen, unpigmentierten Fleck auf. In der Sicht von vorn sind keine seitlichen Loben erkennbar. Beide Nasenöffnungen liegen seitlich oben hinter dem Hornschild.




Rhinarien von 4 Spitzmausarten in Aufsicht. 1 = *Sorex coronatus*; 2 = *Sorex palustris*; 3 = *Neomys fodiens*; 4a = *Nectogale elegans*; 4b = laterale Sicht auf die Nasenspitze, um die Nasenöffnung zu zeigen

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4502-0126 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 126–127
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Zum Vergleich wurden Nasenspiegel verschiedener *Sorex* einschließlich *Sorex palustris* (Amerikanische Wasserspitzmaus) sowie von *Neomys fodiens* (Europäische Wasserspitzmaus) untersucht. Bei *Sorex* und *Neomys* ist das Rhinarium im Wesentlichen gleich gebaut: die Nasenlöcher sind von vorn sichtbar, das dazwischen liegende Feld ist durch eine Rinne in zwei Hälften geteilt, deren Außenränder blattförmig konturiert sind. Der eigentliche Nasenspiegel ist glatt (Hill 1948), weist aber variable Pigmentierungsmuster auf. Der beiderseits freistehende Rand des Rhinariums ist dreifach unterteilt, er bildet den äußeren Abschluß der Nasenöffnung. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen beim Igel (*Erinaceus*) vor (Mohr 1936). Bei *Neomys fodiens* ist der mittlere, dem Nasenloch gegenüber liegende Lobus besonders groß; es liegt nahe, darin einen Nasenverschluß zu sehen.

Der hier für *Sorex* und *Neomys* beschriebene Bauplan des Rhinariums wurde in ähnlicher Ausführung bei Alkoholexemplaren von *Blarina, Cryptotis, Myosorex, Sylvisorex, Suncus* und *Crocidura* gefunden. *Nectogale elegans* weicht von diesem Bauplan wesentlich ab durch die Ausbildung eines flachen Hornschildes und durch die Verlagerung der Nasenöffnungen auf die Rückseite des Schildes. Vergleichbare Strukturen gibt es bei wasserlebenden Tenrecidae. Der Wassertanrek *Limnogale mergulus* hat ein ebenso flaches Nasenschild, Malzy (1965) zeigt das in einer Fotografie. Bei den Otterspitzmäusen (*Potamogale velox, Micropotamogale lamottei* und *M. ruwenzorii*) sieht das Rhinarium ganz ähnlich aus, Kuhn (1964) gibt Fotografien der Nasenschilder von den beiden kleinen Arten. Er schreibt dazu auf Seite 159: „Die Nasenöffnungen liegen bei allen Otterspitzmäusen oben lateral hinter dem Schild und können verschlossen werden.“ Zwischen den Soricidae und den Tenrecidae besteht keine engere Verwandtschaft, auch die Oryzorictinae mit *Limnogale* und die Potamogalinae haben sich nach Thenius (1979) schon früh differenziert. Die Ausbildung eines Nasenschildes in drei verschiedenen Familien bzw. Unterfamilien beruht auf Konvergenz als Anpassung an die aquatile Lebensweise dieser Formen.

## Literatur

Anthony, H. E. (1941): Mammals collected by the Vernay-Cutting Burma expedition. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser. **27**, 37–123.

Hill, W. C. O. (1948): Rhinoglyphics: epithelial sculpture of the mammalian rhinarium. Proc. zool. Soc. Lond. **118**, 1–35.

Kuhn, H.-J. (1964): Zur Kenntnis von *Micropotamogale lamottei* Heim de Balsac, 1954. I. Z. Säugetierkunde **29**, 152–173.

Malzy, P. (1965): Un mammifère aquatique de Madagaskar: le *Limnogale*. Mammalia **29**, 400–411.

Martin, R. A. (1967): Notes on the male reproductive tract of *Nectogale* and other soricid insectivores. J. Mammalogy **48**, 664–666.

Milne-Edwards, H.; Milne-Edwards A. (1868–74): Recherches pour servir à l'histoire des mammifères, comprenant des considérations sur la classification de ces animaux par M. H. Milne-Edwards, des observations sur l'hippopotame de Liberia et des études sur la faune de la Chine et du Tibet oriental. 4 Bd. (*Nectogale*: 1872, S. 266, Taf. 39 u. 39a). Paris.

Mohr, E. (1936): Die äußere Nase bei Igel und Maulwurf. Zool. Anz. **113**, 93–95.

Thenius, E. (1979): Die Evolution der Säugetiere. Stuttgart, New York: G. Fischer.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn

# BUCHBESPRECHUNGEN

RAESFELD, F. v.; VORREYER, F.: **Das Rotwild.** Naturgeschichte, Hege und Jagd. 8. Aufl. Völlig neubearb. von F. VORREYER. Hamburg u. Berlin: Paul Parey 1978. 397 S., 189 Abb., 5 Farbtaf. DM 64,–.

Das klassische Rotwild-Buch von RAESFELD hat innerhalb der letzten 20 Jahre 5 Neuauflagen erlebt, die alle von Oberlandforstmeister a. D. FRIEDRICH VORREYER bearbeitet wurden. Der erste Teil des Werkes behandelt die Naturgeschichte des Rothirsches in den Kapiteln: Stammesgeschichte, Jagdliche Fachausdrücke, Allgemeine Beschreibung, Geweihbildung, Verhalten und Lebensweise sowie Gefahren, Krankheiten und Feinde. Der zweite Teil ist der Hege und der dritte Teil der Jagdausübung gewidmet. Ein Anhang mit waidmännischen Ausdrücken, Sachregister und Literaturverzeichnis beschließt den Band. Das Buch wendet sich naturgemäß in erster Linie an den Jäger; es enthält in seinen allgemeinen Kapiteln aber auch für den Zoologen interessante Angaben. Einige Ungenauigkeiten, die dem Zoologen störend auffallen, sollten bei der nächsten Auflage korrigiert werden (z. B. *Cervus* ist nicht Name der Unterfamilie, Darstellung der Funktion des Wiederkäuermagens und die Entwicklung der Leberegel fehlerhaft).

H. BOHLKEN, Kiel

THENIUS, E.: **Die Evolution der Säugetiere.** Stuttgart, New York: G. Fischer 1979. 294 S., 88 Abb., 2 Tab. UTB 865, DM 19,80

Mit diesem Taschenbuch aus der Reihe Uni-Taschenbücher liegt erstmals eine kurze Übersicht über den gegenwärtigen Stand der Erforschung der Evolution der Säugetiere vor. Der Name des Verfassers garantiert für eine sachgerechte Darstellung auch der neuesten Ergebnisse. Entsprechend der Aufgabe des Buches als Einführung in das Gebiet der Evolution der Säugetiere folgt der Einleitung ein Kapitel „Allgemeine Grundlagen", das sich einerseits mit Grundlagen, Methoden und Verfahren der biologischen Evolutionsforschung, andererseits mit den erdgeschichtlichen Grundlagen beschäftigt. Im 3. Kapitel werden Definition, Herkunft und frühe Geschichte der Säugetiere und im 4. Kapitel die systematische Großgliederung und die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Säugetiere behandelt. Die dann anschließenden Abschnitte befassen sich jeweils mit der Evolution der einzelnen Säugetierordnungen, wobei die rezenten Ordnungen etwas ausführlicher berücksichtigt werden als die nur fossil bekannten. Eine Übersicht über das System der Säugetiere, Literaturverzeichnis und ein Sachverzeichnis beschließen den Band. Dieser modernen Übersicht ist eine weite Verbreitung nicht nur bei Biologiestudenten sicher, auch Zoologen und andere Interessierte werden sie zur raschen Information mit Gewinn benutzen.

H. BOHLKEN, Kiel

AUSTIN; C.R.; SHORT, R. V. (Hrsg.): **Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere. Bd. 3. Hormone und Fortpflanzung.** Pareys Studientexte Nr. 8. Hamburg, Berlin: Paul Parey 1979. 124 S., 53 Abb., 4 Tab., Balacron brosch. DM 26,–. ISBN 3–489–60716–3.

Von der auf 5 Bände berechneten Serie über Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere liegt nunmehr, nach Bd. 1, 2 und 5, der Band über Hormone (Bd. 3) vor. In einer ausgewogenen, knappen und gut lesbaren Darstellung werden folgende Einzelthemen behandelt. Über die bei Fortpflanzungsprozessen beteiligten Hypophysengonadotropine, Hinterlappenhormone, Steroidhormone, Plazentarhormone und Prostaglandine berichtet D. T. BAIRD (Spezifität, soweit bekannt: Wirkungsmechanismus, Chemie).

Der Beitrag von B. A. CROSS über den Hypothalamus ist vorwiegend physiologisch orientiert und diskutiert auch offene Probleme. R. V. SHORT bearbeitet die Abhängigkeit des Zyklus von den Hormonen. Die Abb. 3–9, S. 54, wäre besser durch einen Medianschnitt zu ersetzen. Sie zeigt keinen Hypothalamus. Als solcher ist ein Teil des Lobus piriformis beschriftet. R. B. HEAP bespricht die Rolle der Hormone in der Gravidität und A. T. COWIE das Thema „Hormone und Laktation". Das Buch ist nicht nur für Anfänger als Einführung geeignet, sondern dürfte als Nachschlagewerk für die Nachbardisziplinen von Wert sein, zumal es durchweg über den neuesten Stand der Forschung berichtet.

D. STARCK, Frankfurt/M.

# Das Leben auf unserer Erde

Vom Einzeller zum Menschen – Wunder der Evolution. Von DAVID ATTENBOROUGH. Mit einem Geleitwort von Nobelpreisträger Prof. Dr. KONRAD LORENZ. Aus dem Englischen übertragen von Dr. IRMGARD JUNG und MARGARET CARROUX. 1979. 320 Seiten mit 124 Farbabbildungen, davon 102 ganzseitig und 15 doppelseitig. Linson geb. 39,– DM

In einer ungemein anschaulichen und anregenden Form schildert DAVID ATTENBOROUGH das Wunder der Evolution über einen Zeitraum von 3,5 Milliarden Jahren. In dreizehn Kapiteln beleuchtet das Buch alle entscheidenden Schritte vom Ursprung des Lebens auf der Erde bis hin zur heutigen Welt des Menschen: wie die ersten mehrzelligen Organismen entstanden, wie das Leben vom Meer auf das Land und vom Land in die Luft vordrang, wie sich die warmblütigen Tiere entwickelten und wie nach einem beispiellosen kulturellen Werdegang die Menschheit schließlich ganz allein die Verantwortung für die Zukunft allen Lebens tragen muß. CHARLES DARWIN verdanken wir die faszinierende Erkenntnis, daß sich das Leben auf der Erde im Kampf ums Dasein durch Anpassung und Auslese in einem Prozeß entwickelt hat, den wir Evolution nennen. DAVID ATTENBOROUGH ist es gelungen, diese Entwicklung auf den Spuren DARWINS an Hand noch heute lebender Pflanzen und Tiere mit Kamera und Feder nachzuvollziehen.

# Einführung in die Verhaltensforschung

Von Prof. Dr. KLAUS IMMELMANN, Bielefeld. „Pareys Studientexte“, Nr. 13. 2., neubearbeitete und erweiterte Auflage. 1979. 249 Seiten mit 93 Abbildungen. Balacron broschiert 28,— DM

Das Buch basiert auf einführenden Vorlesungen des Verfassers über das Verhalten der Tiere, gehalten an mehreren Universitäten. In der als Studientext vorliegenden Fassung wird versucht, Vielfalt und Vielzahl ethologischer Einzelfakten überschaubar zu machen, um die Einarbeitung in das Gebiet der Verhaltensforschung zu erleichtern und gleichzeitig eine „Materialsammlung“ anzubieten, die eine Auseinandersetzung mit der Fülle der ethologischen Literatur ermöglicht.

An Umfang erheblich erweitert, enthält die Neuauflage neben vielen Ergänzungen, unter anderem auch des Literaturverzeichnisses, zwei neue Kapitel, die sich mit dem „Einfluß der Domestikation auf das Verhalten“ und der „Ethologie und Psychologie“ beschäftigen, wobei das letzte auch auf die mögliche Bedeutung der Verhaltensforschung für ein besseres Verständnis des menschlichen Verhaltens eingeht.

Für Leser ohne biologische Vorkenntnisse werden spezielle Begriffe erläutert und im Text nach Möglichkeit nur die deutschen Tiernamen verwendet. Die wissenschaftlichen Namen sind in einem gesonderten Register aufgeführt. Damit wendet sich das Buch nicht nur an die Studierenden, sondern darüber hinaus als Einführung in die vergleichende Verhaltensforschung auch an den großen Kreis derer, die an ethologischen Problemen, ihrer Entstehung und ihren Zusammenhängen interessiert sind.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 198.— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 36,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

*Neuerscheinung:*

## Untersuchungen über Möglichkeiten der Erhöhung der Produktivitätszahlen beim Schaf mit Hilfe von Gebrauchskreuzungen

Ein zusammenfassender Bericht über die von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) auf diesem Gebiet 1969 bis 1979 geförderten Arbeiten des Gießener Tierzucht-Instituts
„Gießener Schriftenreihe Tierzucht und Haustiergenetik“, Band 43
Von RUDOLF WASSMUTH und OTTO JATSCH. 1980. 88 Seiten mit 32 Abbildungen und 18 Tabellen. Kartoniert DM 20,–

*Neuerscheinung:*

## Palatability and Flavor Use in Animal Feeds Schmackhaftigkeit des Futters und Flavor-Anwendung

First International Symposium on Palatability and Flavor Use in Animal Feeds, 10.–11. October 1978 in Zurich
Mit Beiträgen von 17 Autoren, zusammengestellt von HANS BICKEL

Heft 11 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung“; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde“
1980. 148 Seiten mit 27 Abbildungen und 77 Tabellen. Texte englisch, deutsch oder französisch, mit englischer und deutscher, von Fall zu Fall auch französischer Zusammenfassung. Kartoniert DM 58,–

Wesentliche Voraussetzung der heutigen, auf hohe Leistung ausgerichteten Tierproduktion ist eine bedarfsgerechte Fütterung. Welche Möglichkeiten sich Wissenschaft und Praxis bieten, um durch Verwendung von Aromastoffen die Beliebtheit des Futters zu verbessern, wird in den 17 Beiträgen dieses Heftes geprüft.

*Neuerscheinung:*

## Beziehungen zwischen biochemischen Markergenen und Leistungseigenschaften beim Rind

Heft 2 der „Fortschritte der Tierzüchtung und Züchtungsbiologie“; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie“
Von DORETTE ZWIAUER. 1980. 112 Seiten mit 3 Abbildungen und 69 Tabellen. Kartoniert DM 48,–

Die zwischen Blutgruppen bzw. erblichen Eiweißvarianten (Marker) und bestimmten Leistungseigenschaften landwirtschaftlicher Nutztiere entdeckten engen Beziehungen dienen bei der Zuchtwertschätzung als leicht und frühzeitig nachweisbare Hilfskriterien. Neue, von der Verfasserin in umfangreichen Untersuchungen gewonnene Einblicke in die hierbei maßgeblichen Wirkungsmechanismen und die mit Hilfe von Markern in der Tierzucht möglichen Fortschritte werden ergänzt durch eine kritische und detaillierte Würdigung der gesamten Literatur über Beziehungen zwischen Markergenen und Milchleistungseigenschaften des Rindes.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

l. 45 (3), 129–192, Juni 1980 ISSN 0044-3468 C 21274 F

Mammals

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

# NTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

rgan der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde





erlag Paul Parey Hamburg und Berlin

HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. van Bree, Amsterdam – W. Fiedler, Wien – H. Frick, München – W. Herre, Kiel – K. Herter, Berlin – H.-G. Klös, Berlin – H.-J. Kuhn, Göttingen – B. Lanza, Florenz – T. C. S. Morrison-Scott, London – J. Niethammer, Bonn – H. Reichstein, Kiel – M. Röhrs, Hannover – D. Starck, Frankfurt a. M. – F. Strauss, Bern – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

SCHRIFTLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. Schliemann, Hamburg – D. Kruska, Hannover

*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

*Manuskripte:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

*Vorbehalt aller Rechte:* Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

**Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA):** The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distributions, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see 'Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List' of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Tutte Druckerei GmbH, Salzweg-Passau

Z. Säugetierkunde 45 (1980) 3, 129–192
ASTM-Coden: ZSAEA 7 45 (3), 129–192

Mit einer Beilage des Gustav Fischer Verlages, Stuttgart

# Zuchterfolg und Hirngewicht bei Tupaia glis

Von H. D. Frahm

*Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neurobiologische Abteilung*

*Eingang des Ms. 5. 12. 1979*

**Abstract**

*Breeding success and brain weight in Tupaia glis*

Studied were the brain weights of female *Tupaia glis* trapped in Thailand which were kept in captivity for breeding purposes. Several years of captivity had no influence on the brain weights. Compared to wild living animals from the same population, brains of captive females were nearly unchanged in average weight as well as in their range.

When captive females were classified, according to their breeding success, into groups of good and poor breeders, the former showed significantly higher brain weights. Females with low brain weights either did not breed at all or failed to rear their offspring successfully.

These findings may explain – at least in part – the clear brain enlargement in Tupaias of the $F_1$-Generation compared to wild animals, as observed by Frahm und Stephan (1976).

## Einleitung

Die Gefangenschaftshaltung mit ihren vielfältig veränderten Bedingungen gegenüber der natürlichen Umwelt bewirkt u. a. häufig eine Abnahme des Hirngewichts, deren Ausmaß sehr verschieden groß sein kann (Herre und Röhrs 1971, 1973). Während Klatt (1932, 1952) und Stephan (1954) für jung in Gefangenschaft gekommene Füchse Hirngewichtsreduktionen um 10 Prozent gegenüber dem durchschnittlichen Hirngewicht wildlebender Individuen fanden, konnte Klatt (1932) für im Zoo geborene Nachkommen von Füchsen Verminderungen der Hirngrößen bis zu 30 Prozent wahrscheinlich machen. Längere Gefangenschaftshaltung bewirkte auch Abnahmen der Hirnschädel-Kapazität bei Wolf (Stockhaus 1965) und Iltis (Rempe 1970). Dagegen zeigten von uns gezogene Spitzhörnchen (*Tupaia glis*) der ersten Gefangenschaftsgeneration signifikant schwerere Hirne als Wildtiere, die aus dem gleichen Biotop wie die Zuchttiere stammten (Frahm und Stephan 1976). Zur Erklärung dieses unerwarteten Ergebnisses wurde neben der Ernährung, motorischer Aktivität und dem Alter der Tiere bei Hirnentnahme auch eine unbeabsichtigte genetische Auslese als möglicher, das Hirngewicht beeinflussender Faktor, diskutiert. Das inzwischen vorliegende Material von Hirngewichten der in Thailand gefangenen Zuchtweibchen erlaubt einige Bemerkungen hierzu.

## Material und Methode

Für die Untersuchung standen im Jahre 1973 in Thailand gefangene Tupaias (weitere Angaben siehe Frahm und Stephan 1976) zur Verfügung, die über einen längeren Zeitraum (bis zu 6 Jahren) als Zuchttiere im Max-Planck-Institut für Hirnforschung gehalten wurden. Wenn regelmäßige Würfe und/oder erfolgreiche Aufzucht bei diesen Tieren ausblieben, wurden die Weibchen mit Bouin'scher Flüssigkeit perfundiert und die Gehirne herauspräpariert und gewogen. Unterschiede im Hirngewicht bei erfolgreichen und weniger guten Zuchttieren wurden mit Hilfe von t-Tests (Linder 1960) auf Signifikanz überprüft.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4503-0129 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 129–133
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## Ergebnisse

Entsprechend ihrer Zuchtleistung wurden die Weibchen in drei Gruppen eingeteilt: Die Gruppe A enthält gute Zuchttiere, Gruppe B Weibchen mit wenigen Würfen und nur gelegentlich erfolgreicher Aufzucht, in Gruppe C sind Weibchen die nicht geworfen, bzw. niemals Junge aufgezogen haben, eingeordnet. Von 17 in die Zucht genommenen *Tupaia*-Weibchen erwiesen sich 10 als gute Zuchttiere mit einer Wurfzahl die zwischen 9 und 20 Würfen in Gefangenschaft liegt. Da einige dieser Tiere eines natürlichen Todes starben und eine Perfusion und genaue Hirngewichtsnahme nicht möglich war, erscheint diese Gruppe in der folgenden Aufstellung mit nur fünf Hirngewichten.

*Tabelle*

**Hirn- und Körpergewichte von Tupaia-Weibchen und ihre Zuchterfolge**

| Nr. | Hirngewicht | Körpergewicht (g) bei Fang | Körpergewicht (g) bei Präp. | Monate in Gefangenschaft | Würfe | aufgezogene Nachkommen |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Gruppe A | | | |
| 14 | 3,43 | 160 | 204 | 73 | 12 | 22 |
| 42 | 3,19 | 166 | 192 | 73 | 20 | 22 |
| 44 | 3,50 | 166 | 193 | 65 | 13 | 12 |
| 112 | 3,24 | 150 | 188 | 62 | 13 | 6 |
| 500 | 3,02 | 129 | 196 | 73 | 13 | 10 |
| (n = 5) | 3,276 | 154,2 | | | | |
| | | | Gruppe B | | | |
| 4 | 3,15 | 153 | 203 | 39 | 3 | 3 |
| 30 | 3,01 | 109 | 224 | 40 | 3 | 2 |
| (n = 2) | 3,080 | 131,0 | | | | |
| | | | Gruppe C | | | |
| 12 | 3,22 | 160 | 181 | 8,5 | – | – |
| 102 | 2,87 | 126 | 182 | 50 | 5 | – |
| 110 | 2,97 | 159 | 182 | 21 | – | – |
| 122 | 3,10 | 167 | 201 | 19 | – | – |
| 140 | 2,86 | 146 | 189 | 21 | 2 | – |
| (n = 5) | 3,004 | 151,6 | | | | |

Die Variationsbreite der Hirngewichte der Zuchtweibchen (zwischen 2,86 und 3,50 g) stimmt weitgehend überein mit der der Wildtiere, die bei 2,82 g als Minimum und 3,47 g als Maximum lag (n = 31; Frahm und Stephan 1976). Als Mittelwert ergab sich bei den in Thailand präparierten Wildfängen 3,187 g; die Zuchtweibchen (n = 12) erreichen einen etwas geringeren Durchschnitt von 3,130 g. Eine Auswirkung der mehrjährigen Gefangenschaftshaltung in Form einer signifikanten Hirngewichtsabnahme läßt sich aufgrund dieser Werte nicht nachweisen. Bei Einteilung der Tiere nach ihrem Fortpflanzungspotential wird jedoch deutlich, daß erfolgreiche Zuchttiere in ihren Hirngewichten mehr im oberen Bereich der Variationsbreite liegen, während schlechte Zuchttiere in deren unterem Teil rangieren. Die Gruppe der guten Zuchtweibchen (n = 5) übertrifft mit einem Durchschnittswert von 3,276 g das mittlere Hirngewicht der nicht erfolgreichen in Gruppe C um 9,1%. Der t-Test ergibt eine Signifikanz von 95% für die Unterschiede in den Hirngewichten.

Die beiden Weibchen, die wegen ihrer geringen Zuchtleistung nicht in die Gruppe A ein-

geordnet werden konnten, andererseits auch nicht eindeutig in Gruppe C als niemals erfolgreiche Zuchtweibchen paßten, liegen in ihren Hirngewichten relativ niedrig. Ihr durchschnittliches Hirngewicht von 3,080 g vermittelt zwischen dem der Gruppe A und C, läßt bei dem geringen Umfang aber keine statistische Absicherung gegen die beiden anderen Gruppen zu. Um diese zwei Hirngewichte nicht gänzlich unberücksichtigt zu lassen, schien es sinnvoll, die Gruppe B und C als wenig erfolgreiche Zuchttiere zusammenzufassen. Die Unterschiede gegenüber guten Zuchtweibchen sind trotz der Erhöhung des mittleren Hirngewichts auf 3,026 g (B und C, n = 7) auf 95% Niveau signifikant.

## Diskussion

Eine Interpretation der vorliegenden Ergebnisse ist bei dem geringen Zahlenmaterial, das aber nicht mehr erweitert werden kann, da inzwischen keine Weibchen der „Gründergeneration" unseres Zuchtbestandes mehr leben, nur in beschränktem Umfang möglich. Von den für die Zucht vorgesehenen *Tupaia*-Weibchen haben sich solche mit höheren Hirngewichten erfolgreich fortgepflanzt, während Weibchen mit niedrigem Hirngewicht nicht züchteten bzw. ihre Jungen nicht aufzogen. Falls die guten Zuchtweibchen ihre hohen Hirngewichte auch an die Nachkommen weitervererben, gewänne die von uns zunächst mit geringer Wahrscheinlichkeit veranschlagte Möglichkeit einer unbewußten genetischen Auslese an Bedeutung (siehe Frahm und Stephan 1976). Da nicht alle in Gefangenschaft gebrachten Wildfänge sich fortpflanzten, wurde als theoretisch denkbar angenommen, daß die Bereitschaft zur Fortpflanzung und Befähigung zur erfolgreichen Jungenaufzucht von Verhaltensunterschieden abhängig ist, die mit der Hirngröße in Zusammenhang stehen könnten.

Es bleibt allerdings zwischen guten Zuchtweibchen (n = 5) mit einem Hirngewichtsmittel von 3,276 g und den $F_1$-Nachkommen (n = 22) mit 3,486 g ein beträchtlicher Unterschied im Durchschnittswert bestehen. Besonders klar werden diese Differenzen bei Betrachtung der Variationsbreiten. Während die Wildpopulation (2,82–3,47 g) und die Zuchtweibchen (2,86–3,50 g) weitgehend übereinstimmen, gehen die von der $F_1$-Generation erreichten Hirngewichte (3,27–3,96 g) deutlich über die Variationsbreite der Thailand-Tiere hinaus. Ob und in welchem Ausmaß auch *Tupaia*-Männchen mit hohem Hirngewicht zu einer Verstärkung der Tendenz auf eine Hirnvergrößerung beitrugen, ist nicht nachzuweisen, da einerseits nur wenige Hirngewichte von Zuchtmännchen vorliegen und außerdem im Laufe von sechs Jahren einige Wechsel in den Zusammensetzungen der Zuchtpaare vorgenommen wurden.

Die vorliegenden Daten machen wahrscheinlich, daß eine unbewußte genetische Auslese stattgefunden hat, die teilweise zur Hirnvergrößerung der $F_1$-Generation beigetragen haben mag, ohne jedoch das Gesamtphänomen der beträchtlichen Verschiebung in der Variationsbreite erklären zu können. Daß auch das Alter der als adult angesehenen $F_1$-Tiere zum Zeitpunkt der Hirnentnahme (3 Monate postnatal = ca. 135. Ontogenesetag) einen wichtigen Faktor für das Hirngewicht darstellt, wurde bereits in der vorhergehenden Studie ausführlich diskutiert (Frahm und Stephan 1976) und ist durch neuere Untersuchungen unterstrichen worden. So konnte neben dem subadulten Überschußwachstum einzelner Hirnteile bei Albinomäusen (Kretschmann und Wingert 1971) auch ein Gewichtsüberschuß des Gesamthirns in der subadulten Entwicklungsphase für den Farmnerz nachgewiesen werden (Kruska 1977).

Wenn sich von einer größeren Anzahl in Gefangenschaft genommener Wildtiere nicht alle mit gleichem Erfolg fortpflanzen, stellt sich die Frage nach den Gründen. Im Falle der Spitzhörnchen könnte vermutet werden, daß die schlecht oder nicht züchtenden Weibchen bereits bei Gefangennahme relativ alt waren. Die zur Fangzeit festgestellten Körpergewichte sprechen allerdings nicht für eine solche unterschiedliche Alterszusammensetzung der Gruppen A und C (s. Tab. 1).

Insgesamt scheint die Frage, welche Individuen einer in Gefangenschaft genommenen Teilpopulation sich bevorzugt vermehren und – in unserem Zusammenhang von besonderem Interesse – wie sich die Hirngewichte erfolgreicher Weibchen in die Variationsbreite der Gesamtpopulation einordnen, noch nicht in ausreichendem Maße geklärt. HERRE und RÖHRS (1973, p. 177) beobachteten, daß bei einem – allerdings geringen – Material gefangen gehaltener Füchse das Hirngewicht bei einigen Exemplaren nicht oder nur sehr geringfügig abnahm, diese Tiere mit relativ großen Gehirnen sich jedoch nicht fortpflanzten. Die fehlende Zuchtbereitschaft der Füchse kann selbstverständlich durch andere Faktoren bedingt sein, ohne in irgendeiner Weise mit dem wenig reduzierten Hirngewicht in Zusammenhang stehen zu müssen. RUNZHEIMERS (1969) Daten lassen erkennen, daß weibliche Rötelmäuse nach einem Jahr Gefangenschaftshaltung ein mittleres Hirngewicht besitzen, das nur wenig unter dem wildlebender Rötelmaus-Weibchen liegt, dagegen ist die Variationsbreite bei den in die Zucht genommenen Weibchen ($n = 10$) deutlich geringer als bei der Wildpopulation. Während das minimale Hirngewicht beider Gruppen übereinstimmt, überschreitet das Maximum der Wildtiere das der Weibchen nach einem Jahr in Gefangenschaft um 10 Prozent. Eine solche Einengung der Variationsbreite der Hirngewichte gefangen gehaltener Wildtiere konnte bei *Tupaia* nicht festgestellt werden. Eine Aufgliederung der Weibchen der Ausgangspopulation nach Zuchterfolgen und ihre Korrelation mit Hirngewichten, wie sie hier im Ansatz und mit geringem Material versucht wurde, nahm RUNZHEIMER aufgrund seiner anderen Fragestellung nicht vor.

Untersuchungen an weiteren Gefangenschaftsgenerationen von *Tupaia* werden zeigen müssen, ob die von $F_1$-Tieren erreichten hohen Hirngewichte unverändert beibehalten werden, oder ob es in späteren Generationen zu Hirngewichts-Minderungen kommt.

## Danksagung

Für hilfreiche Diskussionen und Hinweise danke ich Herrn Dr. H. STEPHAN und Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. W. HERRE.

## Zusammenfassung

Bei *Tupaia*-Weibchen, die mehrere Jahre als Zuchttiere gehalten wurden, zeigten sich keine Auswirkungen der langen Gefangenschaftshaltung auf die Hirngewichte. Gegenüber Wildtieren aus der gleichen Population waren die Hirngewichte der Zuchtweibchen sowohl im Durchschnitt als auch in der Variationsbreite nahezu unverändert.

Bei Einteilung der Weibchen nach ihrer Zuchtleistung in gute und weniger erfolgreiche Tiere lassen sich signifikant größere Hirngewichte bei guten Zuchtweibchen feststellen. Weibchen mit niedrigem Hirngewicht warfen nicht, bzw. zogen ihre Jungen nicht erfolgreich auf.

Dieser Befund könnte teilweise Ursache sein für die von FRAHM und STEPHAN (1976) beschriebene deutliche Erhöhung der Hirngewichte bei Tupaias der $F_1$-Generation gegenüber Wildfängen.

## Literatur

FRAHM, H.; STEPHAN, H. (1976): Vergleichende Volumenmessungen an Hirnen von Wild- und Gefangenschaftstieren des Spitzhörnchens (*Tupaia*). J. Hirnforsch. **17**, 449–462.

HERRE, W.; RÖHRS, M. (1971): Domestikation und Stammesgeschichte. In: G. HEBERER (ed.): Die Evolution der Organismen, Bd. II/2, 29–174. Stuttgart: Fischer.

— (1973): Haustiere – zoologisch gesehen. Stuttgart: Fischer.

KLATT, B. (1932): Gefangenschaftsveränderungen bei Füchsen. Jena Z. Naturwiss. **67**, 452–468.

— (1952): Zur Frage des Hirngewichts beim Fuchs. Zool. Anz. **149**, 2–8.

KRETSCHMANN, H.-J.; WINGERT, F. (1971): Computeranwendungen bei Wachstumsproblemen in Biologie und Medizin. Berlin–Heidelberg–New York: Springer.

KRUSKA, D. (1977): Über die postnatale Hirnentwicklung beim Farmnerz *Mustela vison* f. dom. (Mustelidae; Mammalia). Z. Säugetierkunde **42**, 240–255.

LINDER, A. (1960): Statistische Methoden. Basel–Stuttgart: Birkhäuser.

REMPE, U. (1970): Morphometrische Untersuchungen an Iltisschädeln zur Klärung der Verwandtschaft von Steppeniltis, Waldiltis und Frettchen. Z. wiss. Zool. **180**, 185–360.

RUNZHEIMER, J. (1969): Quantitative Untersuchungen an der 5. Gefangenschaftsgeneration von *Clethrionomys glareolus* (Schreiber, 1780). Z. Säugetierkunde **34**, 9–37.

Stephan, H. (1954): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. III. Die Oberflächen des Allokortex bei Wild- und Gefangenschaftsfüchsen. Biol. Zbl. **73**, 96–115.
Stockhaus, K. (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **3**, 157–158.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. Heiko Detlev Frahm, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neurobiologische Abteilung, Deutschordenstr. 46, D-6000 Frankfurt/M. – 71

# Polymorphisme chromosomique et biochimique chez Pitymys multiplex (Mammalia, Rodentia)[1]

J.-D. Graf et A. Meylan

*Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, Université, Lausanne, et Station fédérale de recherches agronomiques de Changins, Nyon, Suisse*

*Réception du Ms. 2. 7. 1979*

## Abstract

*Chromosomal and biochemical polymorphism in Pitymys multiplex (Mammalia, Rodentia)*

Studied were the chromosomal and biochemical variations in populations of *Pitymys multiplex* from the Western Alps and the Apennines, including the formerly described species *P. fatioi* and *P. druentius*. Chromosome analysis of 73 individuals showed that polymorphism occurs in *P. multiplex*, involving pericentric inversions and other rearrangements (2N = 48 or 46). Each of these variations is located in a different region. Laboratory hybridization between animals with varying chromosome forms proved interfertility. These data complete previous data on the chromosome complements of *P. multiplex* and *P. liechtensteini*. It is assumed that only one polytypic species occurs from Yugoslavia to France, including Northern Italy.

Samples from 6 populations were analysed for electrophoretic variation at 25 protein loci. Mean proportion of loci heterozygous per individual varies geographically: it is lowest (H = 0.00) in the isolated population of Zermatt, and highest (H = 0.08) in the marginal population of the Vercors (France). After Nei's formula the genetic distance between different chromosome forms varies from D = 0.01 to D = 0.18. The divergence of the marginal populations is explained by geographic isolation during the glacial and post-glacial times.

## Introduction

Etudiant des *Pitymys* de diverses localités de Suisse, Fatio (1905) relève des différences de morphologie crânienne et dentaire chez des sujets capturés près de Lugano. Il suggère de les séparer de *Pitymys subterraneus* (de Sélys Longchamps, 1836) et d'en faire une sous-espèce ou variété qu'il nomme *multiplex*. Il note encore des variations de même tendance chez des individus capturés à Zermatt. Mottaz (1908) donne à *P. multiplex* une valeur spécifique puis, en 1909, élève au rang de sous-espèce *P. multiplex fatioi*, la forme de Zermatt décrite par Fatio. Miller (1912) attribue un statut spécifique tant à *P. multiplex* qu'à *P. fatioi* aux côtés de *P. druentius* qu'il a décrit des Basses-Alpes françaises l'année précédente. Il précise cepen-

[1] Travail bénéficiant des subsides nos 3.769.72 et 3.644–0.75 du Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4503-0133 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 133–148
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

dant que le statut des membres de ce groupe ne pourra être mieux compris que par l'examen d'un plus riche matériel. Ellerman (1941) conserve à ces trois formes le rang d'espèce, mais Ellerman et Morrison-Scott (1951) ne reconnaissent plus en elles que des sous-espèces de *P. subterraneus.*

Ce sont les études cytotaxonomiques de Matthey (1953, 1954, 1955, 1956) qui permettent de mieux définir ces formes et de séparer définitivement *P. subterraneus* de *P. multiplex*. Cet auteur (1955) note que les différences marquées entre les formules chromosomiques de ces deux espèces doivent être incompatibles avec une interfécondité totale, ce qui a été démontré par la suite par des croisements en élevage (Meylan 1972, 1974 et en préparation). Matthey souligne en outre que *P. multiplex* et *P. fatioi*, chez lesquels il n'a pas observé de différences cytologiques, doivent avoir une origine commune. Un nouvel examen de leurs caryotypes a confirmé ces vues tout en étendant l'échantillonnage à diverses localités du Tessin et des Alpes françaises (Meylan 1970, 1974). Il a aussi été possible de montrer que *P. incertus* (de Sélys Longchamps, 1841) devait être considéré comme synonyme de *P. subterraneus* et non prévaloir sur *P. multiplex* comme l'avait proposé Dottrens (1961) (Meylan 1970). Si l'analyse chromosomique permet de différencier aisément *P. multiplex* de *P. subterraneus*, ces deux espèces forment cependant un ensemble complexe n'autorisant pas une distinction morphologique aisée (Spitz 1978).

Enfin récemment, Storch et Winking (1976), étudiant les chromosomes de *Pitymys* du sud de l'arc alpin, ont montré que *P. liechtensteini* Wettstein, 1927, représentait une espèce voisine de *P. multiplex* et qu'elle remplace cette dernière à l'est dès la Vallée de l'Adige. Doté d'un caryotype peu différent, *P. liechtensteini* est de plus susceptible de s'hybrider avec *P. multiplex* dans la zone de contract entre ces deux espèces dont le statut doit encore être précisé. *P. multiplex* n'occuperait alors que la partie occidentale de l'arc alpin et s'étendrait au sud jusqu'à l'Apennin toscan, sa limite méridionale ne pouvant encore être précisée (Santini et Farina 1978).

L'étude des chromosomes de *P. multiplex* entreprise par l'un de nous (Meylan 1970, 1974) a été poursuivie. De nouveaux individus ont été analysés provenant, d'une part, de diverses localités des Alpes jusqu'à l'aire de distribution de *P. druentius* et, d'autre part, de Toscane, région où le statut de *P. multiplex* pose encore quelques problèmes.

Dans le but de préciser le statut de certaines populations et formes chromosomiques, les variations biochimiques ont été analysées par la méthode de l'électrophorèse des protéines. Le degré de différenciation génétique entre plusieurs populations a pu être ainsi estimé. A la suite des travaux d'Ayala et al. (1974) et d'Avise et Smith (1977), il apparaît en effet que la distance génétique est une bonne indication du degré de divergence atteint par des populations engagées dans un processus de spéciation.

Cette partie du travail a été réalisée dans le cadre de recherches plus générales sur la systématique biochimique des Arvicolidae (Graf, en préparation). Par sa distribution et son degré de polymorphisme relativement élevé, *P. multiplex* est apparu comme un sujet intéressant d'étude de la spéciation.

## Matérial et méthodes

Les données relatives au matériel étudié figurent dans le Tableau 1 dont trois colonnes donnent les nombres et sexe des animaux selon les analyses effectuées. Dans la première sont indiqués les sujets n'ayant fait l'objet que d'une étude chromosomique; ceux dont les résultats sont déjà donnés dans de précédents travaux sont signalés par un astérisque. Dans la deuxième sont reportés les individus analysés tant sur le plan cytologique que biochimique. Ceux dont seule la variation biochimique a été étudiée sont mentionnés dans la troisième colonne. Dans une quatrième colonne figurent les différentes formules chromosomiques mises en évidence. Il faut relever que dans ce travail, nous n'avons pris en considération que des sujets piégés dans la nature ou nés de femelles capturées portantes, de 1965 à 1978. Nous n'avons pas tenu compte de l'analyse chromosomique des nombreux sujets nés dans nos élevages, exception faite de ceux issus de croisements de *P. multiplex* originaires de régions différentes qui sont mentionnés au bas du tableau. Les localités sont reportées à l'aide de leur numéro d'ordre sur la carte de la Figure 1.

*Tableau 1*

**Nombres et sexe des P. multiplex étudiés dans les diverses localités (1 à 19) et à la suite de croisements entre populations différentes (20 et 21). Analyse chromosomique seule (A), chromosomique et biochimique (B), biochimique seule (C). Les astérisques indiquent les individus mentionnés dans de précédents travaux. La colonne D mentionne les formules chromosomiques observées**

| | | A | B | C | D |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Fivizzano (Toscana) I | | 3 ♂♂ + 2 ♀♀ | 1 ♂ + 5 ♀♀ | 46 |
| 2 | Brusata (Tessin) CH | 3 ♂♂ * | | | 48 |
| 3 | Sagno (Tessin) CH | 2 ♂♂ + 11 ♀♀ * | | | 48 |
| 4 | Meride (Tessin) CH | 1 ♂ | | | 48 |
| 5 | Isone (Tessin) CH | 1 ♂ + 1 ♀ * | | | 48 |
| 6 | Gudo (Tessin) CH | 4 ♂♂ * | | | 48 |
| 7 | Biasca (Tessin) CH | 1 ♂ + 1 ♀ * | | | 48 |
| 8 | Varenzo, Ambri (Tessin) CH | | 3 ♂♂ + 1 ♀ | 3 ♂♂ + 5 ♀♀ | 48 |
| 9 | Airolo (Tessin) CH | 2 ♂♂ + 2 ♀♀ * | | | 48 |
| 10 | Zermatt (Valais) CH | | | | |
| | ( = P. fatioi ) | 2 ♂♂ + 1 ♀ * | 1 ♂ + 1 ♀ | 6 ♂♂ + 5 ♀♀ | 48 |
| 11 | Bourg-St-Pierre (Valais) CH | | 1 ♂ + 1 ♀ | | 48 |
| 12 | Pralognan-la-Vanoise (Savoie) F | 2 ♂♂ | | | 48 |
| 13 | Barrage d'Aussois (Savoie) F | 1 ♂ + 2 ♀♀ * | | | 48 |
| 14 | Col du Lautaret (Hautes-Alpes) F | 1 ♂ + 1 ♀ * | | | 48 |
| 15 | Col du Montgenèvre (Hautes-Alpes) F | 1 ♂ + 1 ♀ * | 1 ♂ + 1 ♀ | | 48 |
| 16 | région de Briançon (Hautes-Alpes) F | 2 ♂♂ + 4 ♀♀ * | | | 48 $X/X^i$ |
| 17 | Les Alberts (Hautes-Alpes) F | 2 ♂♂ * | | | 48 |
| 18 | La Chapelle-en-Vercors (Drôme) F | | 4 ♂♂ + 4 ♀♀ | 3 ♂♂ + 1 ♀ | 48 $X^i$ |
| 19 | Col de la Cayolle (Basses-Alpes) F | | | | |
| | ( = P. druentius ) | 1 ♂ | | | 48 $A^i$ |
| 20 | Tessin x région de Briançon | 5 ♂♂ + 4 ♀♀ | | | 48 $X/X^i$ |
| 21 | Zermatt x La Chapelle-en-Vercors | | 1 ♀ | 1 ♂ | 48 $X/X^i$ |

Les *P. multiplex* capturés dans le cadre de cette étude ont été conservés et sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

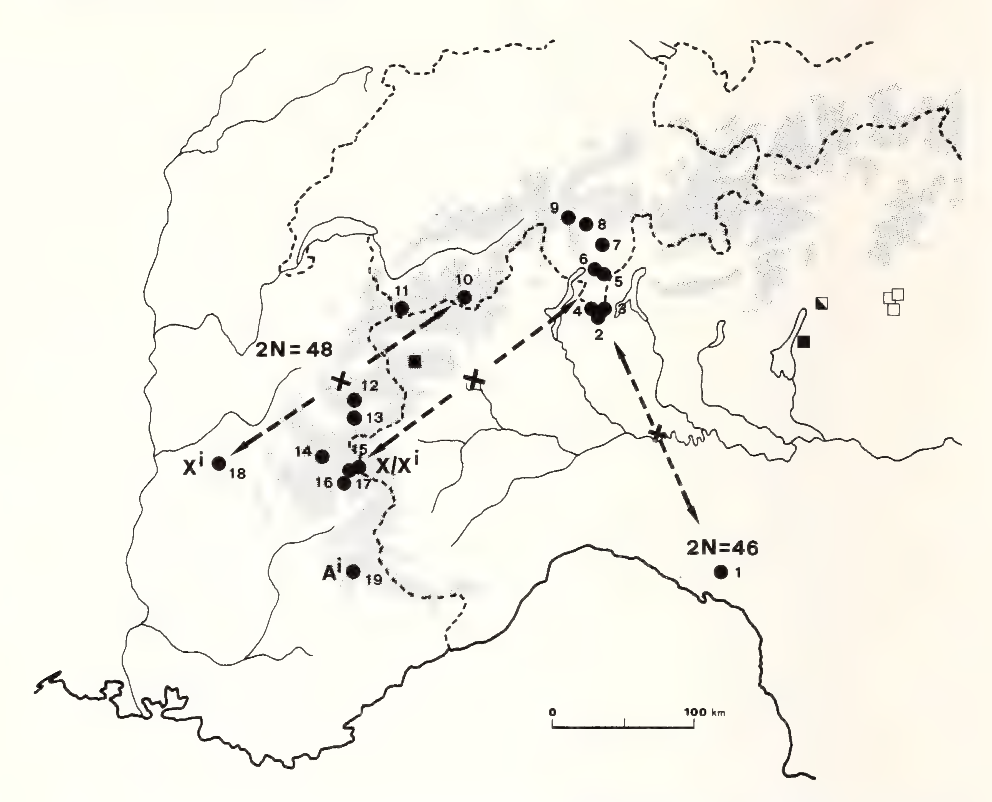



*Fig. 1.* Situation géographique des populations de *P. multiplex* étudiées, avec mention des caryotypes observés et des droisements réalisés. Les numéros d'ordre des localités correspondent à ceux figurant dans le Tableau 1. Les cercles indiquent les données du présent travail er les carrés celles de Storch et Winking (1977) pour *P. multiplex* (carrés noirs) et *P. liechtensteini* (carrés blancs)

## Analyse chromosomique

Les préparations microscopiques ont été effectuées par la technique du «squash» (Meylan 1967), le choc colchicinique ayant été prolongé et pour certains individus, la moelle fémorale ayant également été fixée. Cette méthode assez grossière, mais fort pratique sur le terrain, n'autorise cependant pas une analyse très fine du caryotype dont les éléments ne peuvent être reconnus que sur la base de leurs dimensions relatives et de leur morphologie.

## Analyse biochimique

Les animaux ont été anesthésiés à l'éther. Le plasma et divers organes (foie, rein, coeur) ont été prélevés selon la méthode décrite par Selander et al. (1971) et conservés à –30° C. ou dans l'azote liquide jusqu'au moment de l'électrophorèse. Les organes ont alors été homogénéisés dans 9 volumes de tampon Tris-HCl (0,1 M; pH 8,0) à l'aide d'un broyeur de verre rodé. Les homogénats ont été centrifugés à 18000 g pendant 15 minutes à 4° C.

Les séparations ont été réalisées par électrophorèse verticale sur gel d'amidon (Instruments Buchler). Les gels ont été préparés selon la méthode décrite par Brewer (1970), en utilisant de l'amidon hydrolysé Connaught (Ontario, Canada), à la concentration de 13% dans une solution tampon appartenant à l'un des systèmes suivants:

I. Tris-citrate (Ayala et al. 1972). Tension : 5 V/cm pendant 15 heures.
II. Tris-borate-EDTA (Ayala et al. 1972). Tension : 8 V/cm pendant 15 heures.

III. Tris-borate-EDTA (système recommandé pour G-6-PD par BREWER 1970). Tension : 7 V/cm pendant 15 heures.
IV. Phosphate (SELANDER et al. 1971). Tension : 6 V/cm pendant 8 heures.
V. Phosphate-citrate (SELANDER et al. 1971). Tension : 6 V/cm pendant 8 heures.
VI. Poulik (SELANDER et al. 1971). Tension : 12 V/cm pendant 6 heures.
VII. Hydroxyde de lithium (SELANDER et al. 1971). Tension : 13 V/cm pendant 6 heures.

Pour la séparation et la détection des enzymes et protéines sériques, nous avons appliqué les méthodes suivantes, permettant de mettre en évidence 25 loci différents :

Estérases (EST : 2 loci). Organes : rein et foie. Système : VII. coloration: SELANDER et al. (1971).

Lactate déshydrogénases (LDH : 2 loci). Organe : rein. Systèmes : I et IV. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,1M (pH 8,0), 0,25 ml acide L-lactique 30% (rétablir le pH initial par NaOH), 25 mg NAD, 2 mg PMS, 8 mg NBT.

Malate déshydrogénases (MDH : 2 loci). Coeur. Système : I. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,1M (pH 8,0), 50 mg acide L-malique, 20 mg NAD, 1,5 mg PMS, 8 mg NBT.

Enzyme malique (MOD). Rein. Systèmes : II et VI. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,2M (pH 8,5), 250 mg acide L-malique, 15 mg NADP, 2 ml $MgSO_4$ 0,1M, 2 mg PMS, 10 mg NBT.

Isocitrate déshydrogénases (IDH : 2 loci). Rein. Système : I. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,05M (pH 8,5), 50 mg DL-isocitrate (sel trisodique), 10 mg NADP, 1 ml $MgSO_4$ 0,1M, 1 mg PMS, 8 mg NBT.

Glucose-6-phospate déshydrogénase (G-6-PD). Coeur. Système : III. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,1M (pH 8,0), 80 mg glucose-6-phosphate (sel disodique), 15 mg NADP, 1,5 mg PMS, 8 mg NBT.

6-Phosphogluconate déshydrogénase (6-PGD). Coeur. Système : III. Coloration : 50 ml tampon phosphate de potassium 0,1M (pH 7,0), 30 mg 6-phosphogluconate (sel sodique), 1 ml $MgCl_2$ 0,2M, 1 mg PMS, 6 mg MTT.

$\alpha$-Glycérophosphate déshydrogénase ($\alpha$-GPD). Foie. Système : VI. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,1M (pH 7,1), 100 mg DL-$\alpha$-glycérophosphate (sel disodique), 25 mg NAD, 0,5 ml $MgCl_2$ 0,2M, 1 mg PMS, 10 mg NBT.

Alcool déshydrogénases (ADH : 2 loci). Foie. Système : V. Coloration : 50 ml tampon phosphate de sodium 0,1M (pH 7,0), 2 ml éthanol, 25 mg NAD, 2 mg PMS, 10 mg NBT.

Sorbitol déshydrogénase (SDH). Foie et rein. Systèmes : V et I. Coloration : SHAW et PRASAD (1970).

Indophénol oxydases (IO : 2 loci). Mêmes conditions que pour PGM. Les deux bandes claires apparaissent après exposition à la lumière du gel coloré pour PGM.

Phosphoglucomutase (PGM). Foie. Système VI. Coloration : application de l' «agar overlay method» de BREWER (1970). Gel détecteur : 40 ml tris-HCl 0,03M (pH 8,0), 400 mg agar purum (Behringwerke), 85 mg glucose-1-phosphate (sel dipotassique), 2 ml $MgCl_2$ 0,2M, 10 mg NADP, 3 mg PMS, 6 mg MTT, 20 UI glucose-6-Phosphate déshydrogénase.

Phosphoglucose isomérase (PGI). Foie. Système : V. Coloration (voir PGM) : 40 ml tris-HCl 0,1M (pH 8,0), 400 mg agar purum, 30 mg fructose-6-phosphate (sel disodique), 2 ml $MgCl_2$ 0,2M, 10 mg NADP, 2 mg PMS, 6 mg MTT, 20 UI glucose-6-phosphate déshydrogénase.

Aspartate aminotransférase (AAT : 2 loci). Rein. Systèmes : II et IV. Coloration (modification de la méthode de SELANDER et al. 1971) : 50 ml tampon phosphate de sodium 0,1M (pH 7,4), 200 mg acide L--aspartique, 100 mg acide $\alpha$-cétoglutarique (rétablir le pH initial par NaOH), 1 mg pyridoxal-5'-phosphate, 100 mg Fast Blue BB.

Adénylate kinase (AK). Coeur. Système : I. Coloration : d'après BREWER (1970), en remplaçant Ionagar 0,75% par agar purum 1%.

Créatine kinase (CK : 2 loci). Coeur. Système : II. Coloration: voir Ak.

Transferrine (TFR). Plasma. Système : VII. Coloration : solution d'Amidoschwarz 10 B à 1% dans l'acide acétique á 7% (dureé: 30 min). Différenciation dans l'acide acétique à 7%.

## Résultats

### Polymorphisme chromosomique

La formule chromosomique de *P. multiplex* a été décrite par MATTHEY (1953, 1955) sur la base de sujets provenant de Zermatt et du Tessin. D'après cet auteur, cette espèce est caractérisée par un nombre diploide (2N) de 48. Seuls deux couples autosomiques sont formés d'éléments ayant un centromère intercalaire, soit la paire la plus grande constituée de submétacentriques et un couple de petite taille composé de métacentriques. L'X, de dimension moyenne, est submétacentrique et l'Y, relativement grand, acrocentrique. Le nombre fondamental (NF) est égal à 54. C'est ce caryotype qui a été retrouvé chez tous les *P. multiplex* qui ont été étudiés par la suite (MEYLAN 1970, 1974; STORCH et WINKING 1977; SANTINI et FARINA 1978).

En complétant l'échantillonnage effectué jusqu'en 1974, nous avons alors découvert chez cette espèce un polymorphisme chromosomique touchant tant les autosomes que les chromosomes sexuels. La technique utilisée ne permettant d'apprécier que des variations morphologiques sensibles, nous décrivons ci-dessous les quatre types observés. Ceux-ci sont indiqués en regard des populations étudiées dans le Tableau 1 et dans la Figure 1.

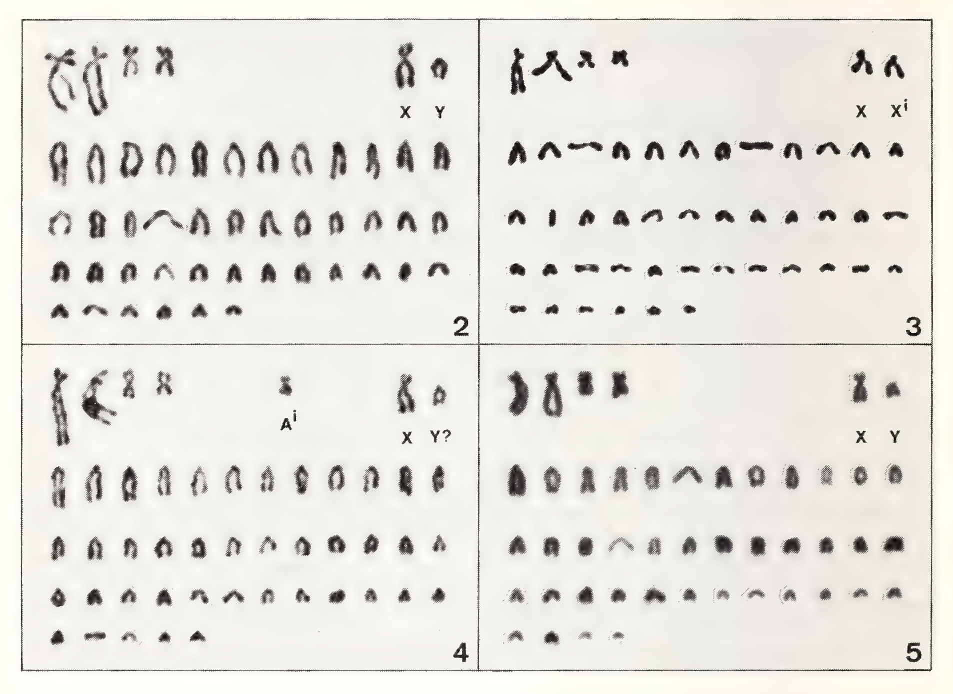



*Fig. 2–5.* Caryogrammes de *P. multiplex*. *Fig. 2.* ♂, 2 N = 48, NF = 54, Sagno (Tessin) CH. *Fig. 3.* ♀, 2 N = 48, XX', region de Briancon (Hautes-Alpes) F. *Fig. 4.* ♂, 2 N = 48, A', Col de la Cayolle (Basses-Alpes) F. *Fig. 5.* ♂, 2 N = 46, NF = 52, Fivizzano (Toscana) I

Relevons que dans les caryogrammes présentés (Fig. 2–5), le choix de l'Y est toujours arbitraire. Chez les ♂♂, le bivalent sexuel dans les métaphases des premières divisions de maturation montre un élément de taille moyenne associé à l'X. Aussi avons-nous retenu au hasard un acrocentrique parmi les éléments à centromère subterminal de cette dimension. Ce choix est certes plus proche de la réalité que celui effectué précédemment (Meylan 1970). Enfin, les autosomes acrocentriques n'ont pas été appariés, mais ordonnés selon leurs longueurs décroissantes.

*2N = 48, NF = 54*

Le caryotype précédemment décrit est le plus fréquent. Il a été trouvé dans la majorité des populations étudiées et il est illustré par la Figure 2. Il caractérise également *P. fatioi*.

*2N = 48 $X^i$ (X présentant une inversion péricentrique)*

Tous les sujets capturés à La Chapelle-en-Vercors présentent un caryotype identique, exception faite de l'X dont le bras court est très fortement réduit. Suivant l'état de contraction des métaphases, cet élément peut être parfois difficile à distinguer avec certitude des autosomes de même taille. Une étude plus approfondie de notre matériel nous a montré qu'une ♀

provenant de la région de Briançon presentait un X de même nature et un X normal. Cette ♀ hétérozygote est celle qui, accouplée à un ♂ doté d'un caryotype de base, a donné naissance aux individus qui ont constitué notre élevage de *P. multiplex* des Hautes-Alpes.

L'analyse des garnitures chromosomiques de cette ♀ (Fig. 3), de ses descendants et des hybrides obtenus lors des croisements Tessin x région Briançon et Zermatt x La Chapelle-en-Vercors a montré que la longueur relative de cet X à bras très court était identique à celle de l'X submétacentrique. Il est donc plausible d'admettre que cette morphologie différente résulte d'une inversion péricentrique. Cette mutation existe donc à l'état homozygote dans la population de La Chapelle-en-Vercors, mais n'a été trouvée que chez un seul sujet dans le Briançonnais.

*$2N = 48\ A^{i}$ (acrocentrique présentant une inversion péricentrique)*

C'est au Col de la Cayolle au sud de Barcelonnette, localité type de *P. druentius*, qu'un seul individu a pu être capturé. A nouveau, son caryotype ne diffère que faiblement de celui généralement observé. Un élément acrocentrique de taille moyenne est remplacé par un métacentrique (Fig. 4). Vu que sa longueur correspond approximativement à celle admise pour l'Y, il n'est pas possible de savoir si cette inversion péricentrique affecte un autosome ou cet hétérochromosome, qui présenterait alors un même polymorphisme que chez *P. liechtensteini* (Storch et Winking 1977). Seule l'analyse d'un matériel plus abondant et l'examen du caryotype ♀ permettra de répondre à cette question.

*$2N = 46,\ NF = 52$*

Tous les sujets piégés à Fivizzano sont dotés d'un caryotype encore différent, le nombre diploïde étant alors de 46. Les différents éléments ont une morphologie tout à fait comparable à celle observée dans la formule chromosomique de base, mais il y a deux acrocentriques en moins (Fig. 5). Vu la technique utilisée, il est impossible de savoir s'il s'agit de la perte de deux éléments ou de réarrangements plus complexes. Cette formule ne correspond pas à celle admise par Santini et Farina (1978) pour des individus de Toscane.

Enfin, nous devons relever que, chez plusieurs individus de diverses localités, nous avons noté soit un, soit deux autosomes acrocentriques présentant un petit bras court distinct. Ces éléments ont une taille comparable à ceux de même morphologie que Storch et Winking (1977) admettent comme caractéristiques de *P. liechtensteini.* Il n'est donc pas impossible qu'un polymorphisme plus étendu que celui décrit ici affecte la garniture chromosomique de *P. multiplex.*

## Variations biochimiques

Des 25 loci examinés, 16 se sont révélés monomorphes. Les fréquences alléliques trouvées pour les 9 loci polymorphes sont indiquées dans le Tableau 2.

### Protéines polymorphes

EST-1. Parmi les estérases détectées dans les extraits de rein et de foie, EST-1 est celle qui présente la mobilité la plus élevée (migration anodique). Seule la population du Vercors est polymorphe pour ce locus; l'allèle Est-$1^{100}$ est fixé dans tous les autres échantillons. Les hétérozygotes présentent un phénotype à deux bandes.

EST-2. C'est le troisième système que l'on rencontre en se déplaçant de l'anode vers la cathode. EST-2 inhibé par l'ésérine-sulfate. Quatre allèles ont été détectés, et les hétérozygotes présentent un phénotype à deux bandes.

L'allèle Est-$2^{94}$ est commun à toutes les populations; il est fixé dans les échantillons de Zermatt et de Bourg-St-Pierre.

*Tableau 2*

**Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne (H) caractérisant les 6 échantillons. H (observée): valeur obtenue par comptage direct des hétérozygotes. H(calculée): valeur calculée à partir des fréquences alléliques, selon la formule de Nei (1978)**

| Localité | | 1 Fivizzano | 8 Varenzo | 10 Zermatt | 11 Bourg-St-Pierre | 15 Montgenèvre | 18 Vercors |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nombre d'individus | | 12 | 12 | 13 | 2 | 2 | 12 |
| Locus | Allèle | | | | | | |
| Est-1 | 104 | - | - | - | - | - | 0,42 |
| | 100 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 0,12 |
| | 97 | - | - | - | - | - | 0,46 |
| Est-2 | 106 | 0,13 | - | - | - | - | - |
| | 103 | o,33 | - | - | - | 0,75 | - |
| | 100 | - | 0,33 | - | - | - | 0,67 |
| | 94 | 0,54 | 0,67 | 1,00 | 1,00 | 0,25 | 0,33 |
| G-6-pd | 100 | 0,12 | - | - | - | - | 1,00 |
| | 94 | 0,88 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | - |
| 6-Pgd | 115 | - | - | - | - | - | 0,04 |
| | 100 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 0,96 |
| Adh-1 | -100 | 0,17 | - | 1,00 | - | 0,50 | 0,17 |
| | -65 | 0,83 | 1,00 | - | 1,00 | 0,50 | 0,79 |
| | -60 | - | - | - | - | - | 0,04 |
| Sdh | -100 | 0,71 | 0,54 | - | - | - | 1,00 |
| | -21 | 0,29 | 0,46 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | - |
| Io-2 | -100 | 1,00 | 1,00 | 0,92 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| | -15 | - | - | 0,08 | - | - | - |
| Pgm-1 | 114 | 0,04 | - | - | - | - | - |
| | 100 | 0,96 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| Aat-1 | 100 | - | - | - | - | - | 0,50 |
| | 83 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 0,50 |
| H (observée) | | 0,06 | 0,04 | 0,00 | 0,00 | 0,06 | 0,08 |
| H (calculée) | | 0,07 | 0,04 | 0,01 | 0,00 | 0,05 | 0,08 |

G-6-PD. Deux allèles ont été détectés : l'un (G-6-$pd^{100}$) est fixé dans l'échantillon du Vercors, l'autre (G-6-$pd^{94}$) est fixé dans les échantillons de Varenzo, Zermatt, Bourg-St-Pierre et Montgenèvre. La population de Fivizzano est polymorphe pour ce locus.

6-PGD. L'allèle variant 6-$Pgd^{115}$ n'a été trouvé que chez un seul individu, à l'état hétérozygote.

ADH. Les phénotypes observés peuvent être expliqués par l'action de deux loci, et par la structure dimérique de l'enzyme (Fig. 6). Le locus Adh-1, représenté par l'isozyme le plus lent, est polymorphe: trois allèles ont été détectés. L'allèle Adh-$1^{-100}$ est fixé dans l'échantillon de Zermatt, Adh-$1^{-65}$ étant fixé dans les échantillons de Varenzo et de Bourg-St-Pierre. Les populations de Fivizzano, de Montgenèvre et du Vercors sont polymorphes.

SDH. Deux allèles ont été détectés, les hétérozygotes présentant un phénotype à cinq bandes (Fig. 7). L'allèle $Sdh^{-21}$ est fixé dans les échantillons de Zermatt, de Montgenèvre et de Bourg-St-Pierre; $Sdh^{-100}$ est fixé dans l'échantillon du Vercors. Les populations de Varenzo et de Fivizzano sont polymorphes.

IO. Deux isozymes sont présents chez tous les individus analysés: IO–1 migre vers l'anode, IO–2 vers la cathode. La forme variante de IO–2 a été trouvée chez un seul individu (mâle), à l'état homozygote.

PGM-1. Trois bandes apparaissent sur les gels colorés pour PGM; seule la plus lente, qui est toujours la plus intensément marquée, a été prise en considération. L'allèle variant $Pgm\text{-}1^{114}$ n'a été trouvé que chez un seul individu, à l'état hétérozygote.

AAT. L'isozyme cytoplasmique AAT-1, à migration anodique, est polymorphe dans la population du Vercors. Deux allèles on été détectés; les hétérozygotes présentent un phénotype à trois bandes.

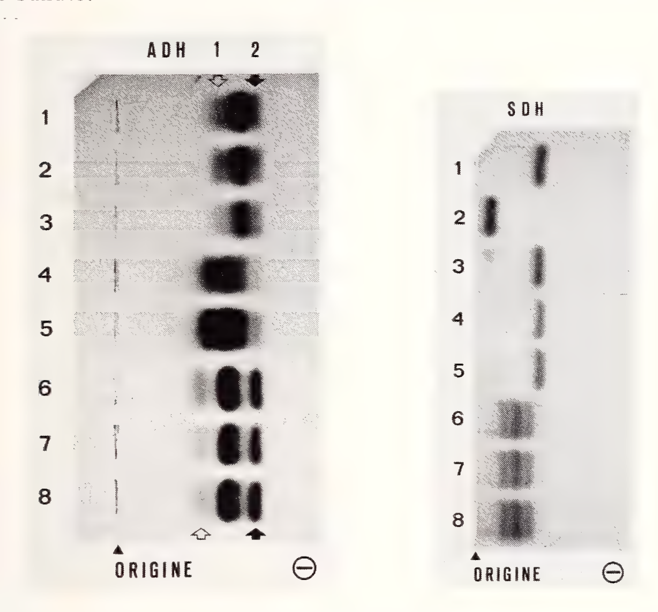



*Fig. 6–7.* Zymogrammes de l'alcool déhydrogénase (ADH) et de la sorbitol déhydrogénase (SDH) de *P. multiplex*. – *Fig. 6.* Adh.–1. Homozygotes–100/–100:1,2,3. Hétérozygotes–65/–100:4,5. Homozygotes–65/–65:6,7,8. Adh–2: monomorphe. *Fig. 7.* Sdh. Homozygotes–100/–100:1,3,4,5. Hétérozygotes–21/–100:6,7,8. Homozygote–21/–21:2

## Variabilité génétique

L'hétérozygotie moyenne observée varie de 0% dans la population de Zermatt à 8% dans celle du Vercors (Tableau 2). Les valeurs de H calculées à partir des fréquences alléliques, selon la méthode de Nei (1978), sont très proches des valeurs observées. La moyenne des 6 populations (valeurs calculées) est de 4,2%.

## Analyse quantitative

Les distances génétiques entre les 6 populations ont été calculées selon la formule de Nei (1972). La matrice ainsi obtenue (Tableau 3) a permis la construction d'un dendrogramme (Fig. 8) en utilisant la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques).

## Croisements

La reproduction de *P. multiplex* en captivité n'est pas très facile à obtenir, comme le montrent les données du Tableau 4. Les résultats négatifs n'ont pas été pris en considération pour

*Tableau 3*

**Distances génétiques calculées selon la formule de Nei (1972), et basées sur l'examen de 25 loci. Les valeurs concernant les échantillons trop restreints de Bourg-St-Pierre et Montgenèvre ne sont données qu'à titre indicatif (caractères italiques)**

| | | 1<br>Fiv. | 8<br>Var. | 10<br>Zer. | 11<br>Bou. | 15<br>Mon. | 18<br>Ver. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Fivizzano | - | 0,01 | 0,06 | *0,03* | *0,04* | 0,09 |
| 8 | Varenzo | | - | 0,06 | *0,02* | *0,04* | 0,10 |
| 10 | Zermatt | | | - | *0,04* | *0,03* | 0,18 |
| 11 | Bourg-St-Pierre | | | | - | *0,03* | *0,15* |
| 15 | Montgenèvre | | | | | - | *0,16* |
| 18 | Vercors | | | | | | - |

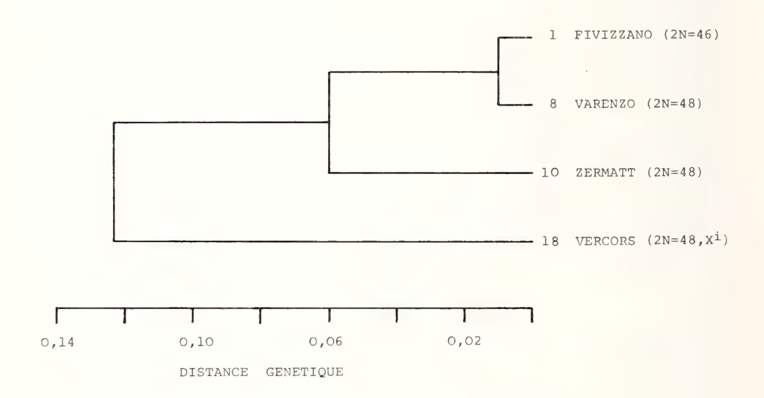



*Fig. 8.* Dendrogramme dérivé de la matrice de distances génétiques (Tab. 3) par la méthode UPGMA

les couples qui n'ont pas été maintenus pendant plus de trois mois, ce qui masque les échecs dus à la mort d'individus au cours des premières semaines.

Des couples réunissant des sujets de même origine ont été formés à partir d'animaux capturés dans cinq populations distinctes. Il n'a pas été tenu compte des données relatives aux couples formés à partir d'individus nés en captivité. Notons encore que le couple de la région de Briançon a été constitué avec l'unique ♀ hétérozygote XX$^{i}$ capturée dans les Hautes-Alpes.

Les essais de croisement entre individus d'origines différentes ont été réalisés tant à partir de sujets captués que de descendants obtenus en élevage. Dans les croisements Tessin x Briançon des sujets porteurs de la mutation X$^{i}$ ont été utilisés. Pour l'hybridation Zermatt x La Chapelle-en-Vercors, les individus de la seconde localité étaient tous caractérisés par cette même mutation. Dans ce dernier cas, l'analyse chromosomique et biochimique des parents et des descendants a montré une transmission mendélienne des caractères propres à chaque population. L'essai d'hybridation entre les sujets de Fivizzano (2N = 46) et du Tessin (2N = 48) n'a débuté que récemment. Jusqu'à ce jour, une seule portée a été obtenue; les descendants n'ont pas encore été étudiés.

*Tableau 4*

**Résultats des élevages et croisements de P. multiplex. A: nombre de couples formés. B: nombre de ♀♀ ayant mis bas. C: nombre de portées. D: moyenne et extrêmes des nombres de nouveau-nés par portée**

| | | A | B | C | D |
|---|---|---|---|---|---|
| Fivizzano (Toscana) I | 2N = 46 | 5 | 1 | 1 | 2 |
| diverses localités du Tessin CH | 48 | 12 | 4 | 17 | 2,5 (1 - 4) |
| Zermatt (Valais) CH | 48 | 2 | 1 | 2 | 2,5 (2 - 3) |
| région de Briançon (Hautes-Alpes) F | 48 $X/X^i$ | 1 | 1 | 8 | 2,3 (1 - 3) |
| La Chapelle-en-Vercors (Drôme) F | 48 $X^i$ | 3 | - | - | - |
| Tessin x région de Briançon | | 7 | 5 | 20 | 2,1 (1 - 3) |
| Zermatt x La Chapelle-en-Vercors | | 2 | 1 | 1 | 2 |
| Fivizzano x Tessin | | 5 | 1 | 1 | 2 |

## Discussion

### Polymorphisme chromosomique

Il semble de plus en plus fréquent que, dans nombre d'espèces de micromammifères, l'analyse chromosomique de grands échantillons récoltés en diverses localités de leurs aires de distribution conduise à la découverte de cas de polymorphisme. Dans le genre *Pitymys*, cette instabilité de la garniture chromosomique tend à devenir la règle (Meylan 1970; Zivkovic et al. 1975; Kral et Mitev 1976; Kral et Zima 1978; Hatuhov et Tembotov 1978; Winking 1976). Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que *P. multiplex* présente plusieurs caryotypes différant par de faibles réarrangements chromosomiques. Il faut alors relever que ces modifications sont localisées et correspondent à un polymorphisme géographique. Ce n'est que dans la partie méridionale de l'aire de répartition que des divergences chromosomiques ont été observées: dans le sud-ouest de l'arc alpin, d'une part, et en Toscane, d'autre part (Fig. 1).

Les premiers résultats de croisements tendent à montrer que ces mutations sont compatibles avec une interfécondité complète. Il en résulte que ces formes doivent être considérées comme conspécifiques. Si Matthey (1954, 1956) avait déjà reconnu que *P. fatioi* ne différait en rien de *P. multiplex*, nos résultats montrent que *P. druentius* droit également être rattaché à ce dernier, comme l'ont admis Saint-Girons (1973) et Corbet (1978).

La position des *P. multiplex* de Toscane est plus délicate à définir. Santini et Farina (1978) décrivent chez cette espèce un caryotype normal, alors que les individus que nous avons récoltés dans cette région sont dotés d'un nombre diploïde inférieur de deux unités. Les auteurs italiens se sont-ils trompés ou existe-t-il alors deux formes sympatriques et un polymorphisme local? Seules de nouvelles recherches permettront de le préciser.

Enfin, les différences caryologiques observées chez *P. multiplex* sont certes un peu plus faibles que celles qui séparent cette espèce de *P. liechtensteini* (Storch et Winking, 1978). Cependant, nos propres résultats nous conduisent à penser que l'ensemble de ces formes ne représente qu'une seule espèce polytypique dont l'aire de distribution s'étendrait de la Yougoslavie (Petrov et Zivkovic 1971; Zivkovic et al. 1975) au sud-est de la France, englobant le nord de l'Italie, mais ne pénétrant que peu profondément dans le massif alpin dans ses parties orientale (Kral et al. 1978) et centrale.

## Polymorphisme biochimique

Parmi les 9 loci polymorphes, trois (6-Pgd, IO–2 et Pgm-1) ne présentent de variation que chez des individus uniques. Allèles rares maintenus à des fréquences très basses, ou résultant de mutations récentes, ces formes variantes n'apportent aucune information sur une éventuelle différenciation des populations.

Les six autres loci présentent des variations qui peuvent être caractérisées de la manière suivante:

1. Deux loci (Est-l et Aat-l) ne sont polymorphes que dans la population du Vercors, le même allèle étant fixé dans les autres populations.
2. Trois loci ont fixé des allèles différents dans certaines populations: G-6-pd (Varenzo, Zermatt et Vercors), Adh-l (Varenzo et Zermatt) et Sdh (Zermatt et Vercors).
3. Un locus (Est-2) est largement polymorphe dans toutes les populations, à l'exception de celle de Zermatt.

Le simple examen des fréquences alléliques fait donc apparaître que, parmi les populations étudiées, celle du Vercors se distingue des autres par les variations de quatre loci, alors que celle de Zermatt se caractérise par la fixation d'allèles à tous les loci polymorphes dans d'autres populations.

## Variabilité génétique

Le taux d'hétérozygotie trouvé chez *P. multiplex* (4,2%) est très proche de la valeur moyenne de 3,9% donnée par Powell (1975) pour les Mammifères. Dans notre cas, l'hétérozygotie varie fortement d'une population à l'autre; la population de Zermatt est pratiquement monomorphe.

Une telle réduction de la variabilité génétique est généralement le fait de populations insulaires (Avise et al. 1974; Schmitt 1978) ou de populations continentales présentant des caractéristiques insulaires (Avise et Selander 1972; Glover et al. 1977). Certains l'attribuent à des mécanismes aléatoires comme la dérive génétique (Selander et al. 1971; Avise et al. 1974; Patton et Yang 1977) ou le principe du fondateur (proposé par Mayr 1942), d'autres y voient une stratégie adaptative face à un environnement relativement uniforme (Nevo et al. 1974; Glover et al. 1977).

Par son isolement géographique et son aire restreinte (Matthey 1955, 1956), la population de Zermatt est comparable à une population insulaire. C'est en effet, avec Bourg-St-Pierre, la seule localité du versant nord des Alpes où l'on ait capturé *P. multiplex*. Or la chaîne des Alpes valaisannes constitue une barrière géographique absolue entre la vallée de Zermatt et les vallées du sud, l'extension actuelle des glaciers excluant toute continuité, et même tout échange, entre les populations de *P. multiplex*.

Comment expliquer alors la présence de *P. multiplex* dans la vallée de Zermatt? L'aire de répartition de cette espèce est entièrement située au sud et au sud-ouest de l'arc alpin. Il est donc peu probable que l'isolat de Zermatt soit une population relicte qui témoignerait d'une ancienne extension de l'espèce au nord des Alpes. Par contre, l'histoire du climat au cours du Postglaciaire fait apparaître plusieurs réchauffements importants (optimum atlantique, en particulier) qui se sont marqués, dans les Alpes, par un retrait des glaciers en-deçà de leurs fronts actuels, et une élévation de la limite supérieure des arbres (Röthlisberger 1976). Il est tout à fait plausible que ces modifications aient été suffisantes pour permettre à certaines populations du versant sud de traverser la chaîne des Alpes et de coloniser, par exemple, la vallée de Zermatt.

Cette hypothèse, déjà esquissée par Matthey (1955, 1956), est compatible avec la composition génétique remarquable de la population de Zermatt. En effet, si cette population a été fondée par un petit nombre d'individus, ou si elle a subi des fluctuations numériques importantes, son monomorphisme peut être expliqué par l'élimination aléatoire de certains allèles

(dérive génétique). L'isolement géographique empêchant tout échange avec les populations centrales, cette perte d'allèles n'a pu être compensée par une immigration.

La présence de *P. multiplex* à Bourg-St.-Pierre, localité nouvelle pour le nord des Alpes, s'explique aussi par une immigration à partir du versant sud. Si l'altitude du Col du Grand-St-Bernard (2470 m.) crée actuellement une discontinuité entre les populations des deux versants, des échanges sont encore théoriquement possibles.

### Analyse quantitative et taxonomie

Généralement, la distance génétique entre deux populations conspécifiques est inférieure à 0,1, la distance entre deux espèces étant supérieure à 0,2. La frange grossièrement comprise entre ces deux valeurs caractérise, selon Ayala (1975), les stades intermédiaires du processus de spéciation, assimilés aux catégories de sous-espèce et de semi-espèce.

Dans le cas de *P. multiplex*, les distances entre les populations étudiées varient de 0,01 à 0,18 (Tableau 3). Le dendrogramme (Fig. 8) dérivé de la matrice de distances génétiques donne une image synthétique et simplifiée des rapports entre ces populations, dont on peut retenir les points suivants:

1. Les deux populations les plus proches sont celles de Varenzo et de Fivizzano. La distance génétique qui les sépare (D = 0,01) est comprise dans la marge caractéristique des comparaisons entre populations conspécifiques. Elles sont toutes deux situées au sud de l'arc alpin et doivent appartenir, si nous suivons Miller (1912), à la même unité systématique (*P. multiplex*). Elles divergent toutefois par leurs formules chromosomiques.
2. La population du Vercors se différencie très nettement des cinq autres (D = 0,14), et particulièrement de la population de Zermatt (D = 0,18). Cette différenciation génétique coïncide avec une formule chromosomique divergente, et correspond bien aux valeurs trouvées par d'autres auteurs lors de la comparaison de deux sous-espèces (Ayala 1975; Avise et Smith 1977). Il est possible que la population de Vercors soit issue d'un foyer isolé à l'ouest de l'arc alpin, au cours du Pléistocène supérieur. Les données géologiques (Bourdier 1961) montrent que la glacier alpin s'est étendu, au Würm, jusqu'aux Alpes Maritimes, constituant une barrière géographique entre le bassin du Rhône et le bassin du Pô. Il aurait alors, selon notre hypothèse, scindé l'aire de *P. multiplex* et permis une évolution divergente des deux groupes ainsi séparés.
3. La population de Zermatt, représentant *P. fatioi*, se distingue relativement bien de celles du sud des Alpes, et la distance génétique qui la sépare de la population du Vercors est particulièrement élevée (D = 0,18). Cette différenciation peut être expliquée par la dérive génétique qui affecte les population de type insulaire, et conduit parfois à la fixation, par certains loci, d'allèles différents d'une population à l'autre. Un tel phénomène est signalé par Schmitt (1978), dans un travail où il compare des populations d'un rongeur (*Rattus fuscipes*) occupant de petites îles de la côte australienne: alors que le taux de polymorphisme à l'intérieur des isolats est extrêmement faible, voire nul, les distances génétiques entre les différents isolats sont anormalement élevées.Il semblerait que les forces qui réduisent la variabilité à l'intérieur des populations tendent à accroître la variabilité entre les populations (Lewontin 1975, cité par Schmitt 1978).

## Conclusion

Sur le plan caryologique, *P. multiplex* est une espèce polytypique, comprenant au moins trois formes chromosomiques géographiquement localisées. Si *P. fatioi* et *P. druentius* doivent lui être rattachés, les données de Storch et Winking (1977) laissent supposer qu'il en va de même avec *P. liechtensteini*, qui occupe la partie orientale de l'arc alpin. Dans tous les cas, ce polymorphisme est le signe d'une instabilité de la garniture chromosomique de l'espèce, in-

stabilité qui paraît d'ailleurs caractériser le genre *Pitymys* dans son ensemble. Ce groupe semble être actuellement impliqué dans une dynamique évolutive et présente, de ce fait, un grand intérêt pour l'étude du déroulement de la spéciation.

L'analyse du polymorphisme biochimique de *P. multiplex* révèle une différenciation génétique relativement importante de certaines populations, sans qu'il y ait de corrélation apparente entre cette différenciation et la divergence des formules chromosomiques. Dans un cas, toutefois (population du Vercors), les deux phénomènes vont de pair, et le degré de différenciation génétique observé correspond aux valeurs caractérisant généralement les stades intermédiaires de la spéciation (Ayala 1975).

Les deux méthodes utilisées (caryologique et biochimique) indiquent que l'espèce *P. multiplex* est engagée dans un processus de diversification. La divergence des populations peut être expliquée, au moins partiellement, par leur isolement géographique, passé ou présent; dans un cas, elle résulte vraisemblablement de la dérive génétique.


## Résumé

Les variations chromosomiques et biochimiques de *Pitymys multiplex* ont été étudiées dans différentes populations des Alpes occidentales et des Apennins. Les «espèces» *P. fatioi* et *P. druentius*, actuellement rattachées à *P. multiplex*, sont comprises dans cette étude.

L'analyse chromosomique de 73 individus, représentant 19 populations, a mis en évidence un polymorphisme impliquant des inversions péricentriques et d'autres réarrangements (2N = 48 ou 46). Toutes ces variations chromosomiques sont localisées, géographiquement, dans des régions différentes. Des représentants de formes chromosomiques différentes ont pu être hybridés en laboratoire, démontrant ainsi leur interfertilité. Ces résultats complètent les données antérieures sur la formule chromosomique de *P. multiplex* et *P. liechtensteini*. Ils suggèrent que *P. multiplex* est une espèce polytypique, dont l'aire de répartition s'étend de la Yougoslavie à la France, en passant par le nord de l'Italie.

Des échantillons de 6 populations ont été analysés, par électrophorèse des protéines, pour les variations de 25 loci. Le taux moyen d'hétérozygotie varie de H = 0,00, dans la population isolée de Zermatt, à H = 0,08 dans la population marginale du Vercors (France). Les valeurs de la distance génétique de Nei entre différentes formes chromosomiques varient de D = 0,01 à D = 0,18. Le degré de différenciation génétique entre certaines populations marginales est relativement élevé. Ceci résulte vraisemblablement de leur isolement géographique au cours des périodes würmienne et post-würmienne.



## Zusammenfassung

*Chromosomaler und biochemischer Polymorphismus bei Pitymys multiplex (Mammalia, Rodentia)*

Es wurden die chromosomale und biochemische Variabilität verschiedener Populationen von *Pitymys multiplex* aus den Westalpen und dem Apennin untersucht. Mitberücksichtigt wurden auch die heute zu *P. multiplex* gerechneten „Arten" *P. fatioi* und *P. druentius*.

Durch die Analyse der Chromosomensätze von 73 Individuen aus 19 Populationen konnte ein Chromosomenpolymorphismus dargestellt werden, der perizentrische Inversionen und andere Umordnungen (2N = 48 oder 46) beinhaltet. Die unterschiedlichen Chromosomentypen stammen aus lokalen Populationen verschiedener geographischer Regionen. Es gelang, Tiere chromosomal verschiedener Populationen zu kreuzen. Diese Befunde vervollständigen die zuvor bei *P. multiplex* und *P. liechtensteini* gewonnenen Daten und deuten darauf hin, daß *P. multiplex* eine polytypische Art ist, mit einem Verbreitungsgebiet von Jugoslawien über Norditalien nach Frankreich.

Proben aus 6 Populationen wurden auch elektrophoretisch auf ihre Variabilität an 25 Protein-Loci untersucht. Der mittlere Heterozygotiegrad schwankte zwischen H = 0.00, in der Probe aus der isolierten Population von Zermatt, und H = 0.08 in der Probe aus dem Randgebiet der Verbreitung der Art bei Vercors (Frankreich). Die genetische Distanz (D), berechnet nach Nei, variierte zwischen den chromosomal verschiedenen Formen von D = 0.01 bis D = 0.18. Der Grad der genetischen Differenz zwischen den Populationsstichproben aus den Randgebieten der Artverbreitung ist relativ hoch. Diese Differenz wird durch die geographische Isolation während und nach der Würmeiszeit erklärt.


## Bibliographie


Avise, J. C.; Selander, R. K. (1972): Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*. Evolution **26**, 1–19.

Avise, J. C.; Smith, M. H.; Selander, R. K.; Lawlor, T. E.; Ramsey, P. R. (1974): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland species of the genus *Haplomylomys*. Syst. Zool. **23**, 226–238.

Avise, J. C.; Smith, M. H. (1977): Gene frequency comparisons between sunfish (Centrarchidae) populations at various stages of evolutionary divergence. Syst. Zool. **26**, 319–335.

Ayala, F. J. (1975): Genetic differentiation during the speciation process. In: Evolutionary Biology. Ed. by T. Dobzhansky, M. K. Hecht and W. C. Steere. New York: Plenum Press. Vol. **8**, 1–78.

Ayala, F. J.; Powell, J. R.; Tracey, M. L.; Mourao, C. A.; Perez-Salas, S. (1972): Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. Genetics **70**, 113–139.

Bourdier, F. (1961): Le Bassin du Rhône au Quaternaire. 2 vol. Paris: Ed. C. N. R. S.

Brewer G. J. (1970): An introduction to isozyme techniques. New York: Academic Press.

Corbet, G. B. (1978): The Mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. London: British Museum.

Dottrens, E. (1961): *Arvicola incertus* de Sélys-Longchamps était un *Pitymys*. Archs Sci. Genève **14**, 352–364.

Ellerman, J. R. (1941): The Families and Genera of living Rodents. Vol. II. Family Muridae. London: British Museum.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. London: British Museum.

Fatio, V. (1905): Campagnols et musaraignes suisses. Quelques formes peu connues. Importance variable de certains caractères. Archs Sci. phys. nat. **19** (4$^e$ pér.), 186–202.

Glover, D. G.; Smith, M. H.; Ames, L.; Joule, J.; Dubach, J. M. (1977): Genetic variation in pika populations. Can. J. Zool. **55**, 1841–1845.

Hatuhov, A. M.; Tembotov, A. K. (1978): Variability and regularities of distribution of *Pitymys* spp. in the Caucasus. II Congr. Theriol. Intern. Brno 1978, Abstracts, 390.

Kral, B.; Mitev, D. B. (1976): Karyotypes of *Pitymys subterraneus* (Microtidae, Rodentia) from the mountains of Southern Bulgaria. Zool. Listy **25**, 27–31.

Kral, B.; Zima, J. (1978): Chromosomal polymorphism in *Pitymys subterraneus* (Mictrotidae, Rodentia). Folia Zool. Brno **27**, 13–24.

Kral, B.; Zima, J.; Herzig-Straschil, B. (1978): Karyotype analysis of voles of the genus *Pitymys* from Southern Austria. Folia Zool. Brno **27**, 129–133.

Lewontin, R. C. (1975): Genetic aspects of intelligence. Ann. Rev. Genet. **9**, 387–405.

Matthey, R. (1953): Les chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs. Revue suisse Zool. **60**, 225–283.

Matthey, R. (1954): Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae. Caryologia **6**, 1–44.

Matthey, R. (1955): Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae. Revue suisse Zool. **62**, 163–206.

Matthey, R. (1956): Cytologie chromosomique comparée et systématique des Muridae. Mammalia **20**, 93–123.

Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species. New York: Columbia University Press.

Meylan, A. (1967): Formules chromosomiques et polymorphisme robertsonien chez *Blarina brevicauda* (Say) (Mammalia: Insectivora). Can. J. Zool. **45**, 1119–1127.

— (1970): Caryotypes et distribution de quelques *Pitymys* européens (Mammalia, Rodentia). (Note préliminaire). Revue suisse Zool. **77**, 562–575.

— (1972): Caryotypes de quelques hybrides interspécifiques de *Pitymys* (Mammalia, Rodentia). Experientia **28**, 1507–1510.

— (1974): Cytotaxonomie de quelques *Pitymys* européens (Mammalia, Rodentia). Symp. Theriol. II, Brno 1971, 255–266.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. London: British Museum.

Mottaz, C. (1908): Revision des espèces et sous-espèces de Mammifères suisses décrites par Fatio de 1862 à 1905. Bull. Soc. zool. Genève **1**, 148–171.

— (1908): Quelques intéressantes captures de petits Mammifères. Communication présentée à la séance du 8 décembre 1908. Bull. Soc. zool. Genève **1**, 178–180.

Nei, M. (1972): Genetic distance between populations. Amer. Natur. **106**, 283–292.

— (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics **89**, 583–590.

Nevo, E.; Kim, Y. J.; Shaw, C. R.; Thaeler, C. S. (1974): Genetic variation, selection and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers. Evolution **28**, 1–23.

Patton, J. L.; Yang, S. Y. (1977): Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. Evolution **31**, 697–720.

Petrov, B.; Zivkovic, S. (1971): Zur Kenntnis der *Pitymys liechtensteini* Wettstein 1927 (Rodentia, Mammalia) in Jugoslawien. Arh. biol. Nauka **23**, 31–32.

Powell, J. R. (1975): Protein variation in natural populations of animals. In: Evolutionary Biology. Ed. by T. Dobzhansky, M. K. Hecht and W. C. Steere. New York: Plenum Press. Vol. **8**, 79–119.

Röthlisberger, F. (1976): Gletscher- und Klimaschwankungen im Raum Zermatt, Ferpècle und Arolla. In: 8000 Jahre Walliser Gletschergeschichte. Bern: Verlag des Schweizer Alpen-Club, 59–144.

Saint Girons, M.-C. (1973): Les Mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée). Paris: Doin.
Santini, L.; Farina, A. (1978): Roditori e Insettivori predati da Tyto alba nella Toscana settentrionale. Avocetta (Nuova serie) **1**, 49–60.
Schmitt, L. H. (1978): Genetic variation in isolated populations of the Australian bush-rat, *Rattus fuscipes*. Evolution **32**, 1–14.
Selander, R. K.; Smith, M. H.; Yang, S. Y.; Johnson, W. E.; Gentry, J. B. (1971): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). Studies in Genetics VI. Univ. Texas Publ. **7103**, 49–90.
Shaw C. R.; Prasad, R. (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes – A compilation of recipes. Biochem. Genet. **4**, 297–320.
Spitz, F. (1978): Etude crâniométrique du genre *Pitymys*. Mammalia **42**, 267–304.
Storch, G.; Winking, H. (1977): Zur Systematik der *Pitymys multiplex-Pitymys liechtensteini*-Gruppe (Mammalia: Rodentia). Z. Säugetierkunde **42**, 78–88.
Winking, H. (1976): Karyologie und Biologie der beiden iberischen Wühlmausarten *Pitymys mariae* und *Pitymys duodecimcostatus*. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **14**, 104–129.
Zivkovic, S.; Petrov, B.; Rimsa, D. (1975): New data on the taxonomy of Balkan *Pitymys* representatives (Mammalia, Rodentia) in the light of karyological analysis. Biosistematika **1**, 31–42.

*Adresses des auteurs:* J.-D. Graf, Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, Université, Place du Tunnel 19, CH – 1005 Lausanne; Dr. A. Meylan, Service de Zoologie des Vertébrés, Station fédérale de recherches agronomiques de Changins, CH – 1260 Nyon

# Zur Hirn-Körpergewichtsbeziehung bei Wölfen und Haushunden sowie Haushundrassen

Von P. Ebinger

*Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover*

*Eingang des Ms. 25.9.1979*

## Abstract

*Relationship of brain weight and body weight in wolves and domestic dogs*

Studied was the intraspecific relationship between brain weight and body weight in wolves and domestic dogs.

By regression calculation it was possible to determine the coefficients of the main axis of the ellipse in 75 *C. l. lupus* (31 ♂♂, 29 ♀♀), 19 *C. l. pallipes* (11 ♂♂/ 8 ♀♀) and 510 domestic dogs (245 ♂♂, 239 ♀♀) from 50 breeds.

There was no significant difference in brain weights of *C. l. lupus* and *C. l. pallipes* (P = 0.01). Reduction in brain weight of 27.5% was observed from wolves to domestic dogs. Dog breeds were separated into 7 racial groups. All these groups were found to be within the confidence interval of the bivariate distribution in domestic dogs, but they show differences in their position from the main axis of the ellipse, thus demonstrating an increase of variability due to domestication.

Über die Beziehungen Hirngewicht und Körpergewicht bei Wölfen und Haushunden ist schon oft berichtet worden (Klatt 1921; Stephan 1954; Schulz 1969; Weidemann 1970; Schleifenbaum 1973; Röhrs und Ebinger 1978).

Aufgrund unterschiedlicher Interpretationen des Abstammungsproblems der Haushunde (vgl. Herre und Röhrs 1973; Hemmer 1975, 1978; Keller und Huber 1976) und

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4503-0148 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 148–153
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

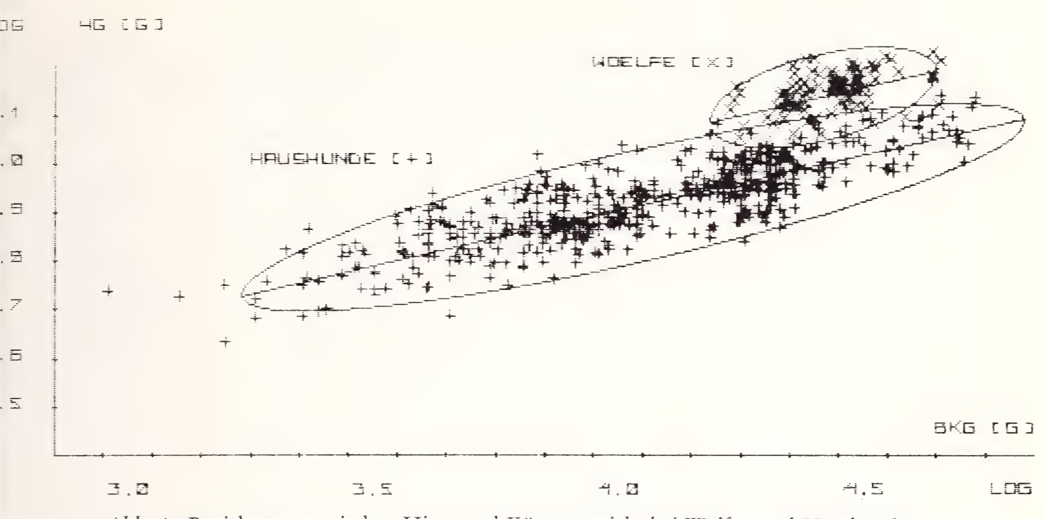



*Abb. 1.* Beziehungen zwischen Hirn- und Körpergewicht bei Wölfen und Haushunden

*Tabelle 1*

**Statistische Maßzahlen für die Beziehung Hirn-Körpergewicht bei Wölfen und Haushunden**

| | C.l.lupus | C.l.pallipes | Wölfe | Haushunde |
|---|---|---|---|---|
| N | 75 | 19 | 94 | 510 |
| $\overline{X}$ | 4.4737 | 4.4485 | 4.4686 | 4.0817 |
| $\overline{Y}$ | 2.1431 | 2.1264 | 2.1397 | 1.9106 |
| Sxx | 0.6783 | 0.0996 | 0.7876 | 53.8140 |
| Syy | 0.1329 | 0.0244 | 0.1616 | 3.9058 |
| Sxy | 0.1389 | 0.0332 | 0.1785 | 12.1665 |
| $a_{EHA}$ | 0,240 | 0,378 | 0,265 | 0,231 |
| r | 0,4626⁺ | 0,6726⁺ | 0,5003⁺ | 0,8392⁺ |
| $S_{y.x}$ | 0.0378 | 0.0281 | 0.0363 | 0.0477 |
| $F_T$ | 1,071 | | 285,416⁺ | |
| $a_T$ | 0,265 | | --- | |
| $r_T$ | 0,5003⁺ | | --- | |
| $F_i$ | --- | | 0,318 | |
| $a_i$ | --- | | 0,231 | |
| $r_i$ | --- | | 0,8283⁺ | |

⁺ $p \leq 0{,}05$

Fragen bezüglich bestehender Hirngrößenabweichungen bei Haushundrassen sind für diese Mitteilung noch einmal Daten aus der Literatur (Klatt 1921; Stephan 1954; Oboussier 1955, 1958), aus dem Institut für Zoologie Hannover und aus dem Institut für Haustierkunde Kiel zusammengestellt worden. Insgesamt konnten Hirn- und Bruttokörpergewichte von 94 Wölfen (75 *C. l. lupus* 31 ♂♂, 29 ♀♀; 19 *C. l. pallipes*[1] 11 ♂♂, 8 ♀♀) und 510 Haus-

[1] Bei *C. l. pallipes* handelt es sich um Nachzuchtgenerationen aus dem Institut für Haustierkunde Kiel von Vertretern aus dem Zoologischen Garten Kabul.

hunden (245 ♂♂, 239 ♀♀) aus 50 Rassen bzw. Schlägen regressions- und varianzanalytisch untersucht werden. Die statistischen Berechnungen, Prüfungen und Grafiken sind nach Rempe (1962) und Documenta Geigy (1975) auf dem Computersystem P6060 von Olivetti durchgeführt worden. Die Verteilung der Wolfs- und Hundedaten und die daraus resultierenden 95%-Toleranzgrenzen im doppeltlogarithmischen System werden in Abb. 1 verdeutlicht.

Bei den Wölfen konnten für die Beziehungen Hirn- zu Körpergewicht der jeweiligen Unterarten *C. l. lupus* und *C. l. pallipes* nach Prüfung auf Lage- und Anstiegsunterschiede der Ellipsenhauptachsen (EHA) Differenzen weder im Geschlecht noch insgesamt festgestellt werden (Tab. 1). Die Überlagerung der 99%-Vertrauensellipsen von *C. l. lupus* und *C. l. pallipes* in Abb. 2 verdeutlicht dieses Prüfergebnis und läßt ebenfalls keine innerartlichen Cephalisationsstufen erkennen. Im Weiteren werden beide Unterarten zu einer Gruppe zusammengefaßt. Berechnet man alle Haushunddaten, so ergibt sich für die Beziehung Hirn-Körpergewicht ein Anstieg der EHA von 0,23 (Tab. 1). Diese Steigung gilt auch innerhalb der Geschlechter. Zwischen den Geschlechtern besteht jedoch bezogen auf das Hirngewicht ein Unterschied, wobei weibliche Hunde 2,68% weniger Hirngewicht aufweisen (P = 0,01). Vernachlässigt man diese geringe Differenz und prüft bei Wölfen und Haushunden insgesamt auf Lage- und Anstiegsunterschiede der EHA, so verlaufen beide Achsen parallel, haben aber unterschiedliche Lagen (Tab. 1). Wird die Lage der Stammart gleich 100 gesetzt, dann läßt sich bei Haushunden eine durchschnittliche Hirngewichtsreduktion von 27,5% nachweisen. Hiermit werden bisherige Ergebnisse grundsätzlich bestätigt (vgl. Weidemann 1970; Röhrs und Ebinger 1978). Als Steigungsgleichungen der Hauptachsen der Verteilungsellipsen gelten:

Wölfe $2.1397 = 1.1075 + 0{,}231 \times 4.4686$
Haushunde $1.9106 = 0.9677 + 0{,}231 \times 4.0817$

Die Abgrenzung von Hunderassen hat sich besonders durch große Variationsbreiten der Rassen, die einem stetigen Rassenwandel durch sich verändernde Zuchtziele unterworfen werden, als sehr problematisch erwiesen. Es wird daher versucht, die einzelnen Rassen nach dem wahrscheinlichen Grad der verwandtschaftlichen Beziehungen nach Rassengruppen zu ordnen (vgl. Schneider-Leyer 1960). Dabei wurden die EHA der einzelnen Rassen berechnet und auf Lage- und Anstiegsunterschiede innerhalb einer Gruppe geprüft. Aus den vorhandenen Daten ergeben sich so 7 Rassengruppen bei denen jeweils keine signifikanten Unterschiede bezüglich ihrer Rassenverteilungen bestehen:

1. Verwilderte Hunde (Dingo, Hallstromhunde)
2. Pinscher (Affen-, Dobermann-, Zwergpinscher, Pinscher)
3. Spitze (Groß-, Wolf-, Zwergspitz, Chow Chow)
4. Doggen (Boxer, Bernhardiner, Bully, Deutsche Dogge, Leonberger, Mops, Neufundländer)
5. Pudel (Groß-, Klein-, Zwergpudel)
6. Windhunde (Barsoi, Whippet, Windhunde o. Rassenangabe)
7. Terrier (Airedale-, Fox-, Scotch-, Sealyhamterrier, Nackthunde)

Einen signifikanten Geschlechtsunterschied weist lediglich die Pudelgruppe auf, bei der die weiblichen Tiere um durchschnittlich 5,8% leichtere Gehirne haben (P = 0,05). Da ein Geschlechtsunterschied nur in einer Gruppe und von geringem Ausmaß zu verzeichnen ist, wird im Folgenden von einer nach Geschlechtern getrennten Berechnung, auch aus Gründen einer überschaubareren Darstellung, abgesehen. Nach Prüfung auf Lage- und Anstiegsunterschiede der EHA zwischen den 7 Rassengruppen bestehen signifikante Unterschiede, so daß die Gruppen gegeneinander – insgesamt 21 Prüfkombinationen ohne Wiederholung – zu testen sind. Aus Tab. 2 ist ersichtlich, daß Lage und Anstieg der EHA bei verwilderten Hunden gegenüber jeder anderen Gruppe verschieden sind. Dennoch liegt die Vertrauensellipse

*Tabelle 2*

**Prüfung auf Lage- und Anstiegsunterschiede der EHA bei 7 Rassengruppen**

| | Verwilderte Hunde | Pinscher | Spitze | Doggen | Pudel | Windhunde | Terrier |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Verwilderte Hunde | N = 62<br>$\bar{X}$ = 4.0923<br>$\bar{Y}$ = 1.8962<br>a = 0,369<br>r = 0,923 | | | | | | |
| Pinscher | 1 | N = 40<br>$\bar{X}$ = 3.7690<br>$\bar{Y}$ = 1.8314<br>a = 0,266<br>r = 0,899 | | | | | |
| Spitze | 1 | 1 | N = 32<br>$\bar{X}$ = 4.0629<br>$\bar{Y}$ = 1.8752<br>a = 0,111<br>r = 0,582 | | | | |
| Doggen | 1 | 1 | 2<br>$a_i$= 0,174<br>$r_i$= 0,817<br>D = 15,63 | N = 108<br>$\bar{X}$ = 4.2374<br>$\bar{Y}$ = 1.9794<br>a = 0,183<br>r = 0,850 | | | |
| Pudel | 1 | 1 | 2<br>$a_i$= 0,176<br>$r_i$= 0,764<br>D = 5,73 | 2<br>$a_i$= 0,186<br>$r_i$= 0,824<br>D = 10,08 | N = 107<br>$\bar{X}$ = 4.0662<br>$\bar{Y}$ = 1.9014<br>a = 0,189<br>r = 0,795 | | |
| Windhunde | 1 | 3<br>$a_T$= 0,278<br>$r_T$= 0,901 | 1 | 3<br>$a_T$= 0,197<br>$r_T$= 0,851 | 2<br>$a_i$= 0,201<br>$r_i$= 0,804<br>D = 8,06 | N = 34<br>$\bar{X}$ = 4.0543<br>$\bar{Y}$ = 1.9355<br>a = 0,255<br>r = 0,849 | |
| Terrier | 1 | 3<br>$a_T$= 0,250<br>$r_T$= 0,860 | 3<br>$a_T$= 0,152<br>$r_T$= 0,663 | 2<br>$a_i$= 0,186<br>$r_i$= 0,828<br>D = 14,15 | 3<br>$a_T$= 0,201<br>$r_T$= 0,800 | 2<br>$a_i$= 0,238<br>$r_i$= 0,797<br>D = 10,51 | N = 55<br>$\bar{X}$ = 3.8959<br>$\bar{Y}$ = 1.8496<br>a = 0,210<br>r = 0,709 |

1: Unterschied in Lage und Anstieg der EHA
Es gelten jeweils die Gruppenwerte

2: Unterschied in der Lage der EHA
Es gelten für beide Gruppen:
$a_i$= Anstieg innerhalb der Gruppen
$r_i$= Korrelation innerhalb der Gruppen
D = Differenz im Hirngewicht in %

3: Kein Unterschied in Lage und Anstieg der EHA
Es gelten für beide Gruppen:
$a_T$= Anstieg Gesamtgruppe
$r_T$= Korrelation Gesamtgruppe

dieser Gruppe eindeutig innerhalb der Toleranzschranken für Haushunde (Abb. 2) und unterstreicht hiermit die Zuordnung zu den Haustieren (vgl. Schulz 1969). Es ist ferner zu sehen, daß bei Dingos und Hallstromhunden, die allerdings in Gefangenschaft gehalten und gezüchtet wurden, kaum Zunahme des Hirngewichts in Richtung Wolfsgröße stattgefunden hat. Die Differenz zu den Wölfen beträgt etwa 24%.

Die größten Lageabweichungen von der Hauptachse der Toleranzellipse für Haushunde sind bei Doggen und Spitzen zu verzeichnen. Die mittlere Hirngrößendifferenz beläuft sich zwischen Doggen mit einem überdurchschnittlich großen und Spitzen mit einem überdurchschnittlichen kleinen Hirngewicht auf 15,6% (Tab. 2).

Insgesamt lassen sich die Rassengruppen innerhalb der Toleranzgrenzen folgendermaßen einordnen. Windhunde und Doggen können im oberen Bereich und Terrier und Spitze im unteren Bereich der Toleranzellipse jeweils zu einer neuen Gruppe zusammengefaßt werden (Tab. 2). Pinscher und Pudel dagegen repräsentieren den durchschnittlichen Hirngrößenbereich bei Haushunden (Abb. 2).

Betrachtet man den Überschneidungsbereich der Toleranzellipsen von Haushunden und Wölfen (Abb. 1), so wäre es bei den dort liegenden Werten durchaus möglich, weit geringere oder keine Differenzen im Hirngewicht zwischen beiden Formen festzustellen. Letztlich sind aber die durchschnittlichen Hirngrößenbereiche von der Gesamtheit aller untersuchten Haushunde und Wölfe gebildet worden und somit bestimmend für die Hirnreduktion. Abweichungen hiervon, vor allem bei Haushunden, wohl aufgrund extrem gezüchteter Kör-

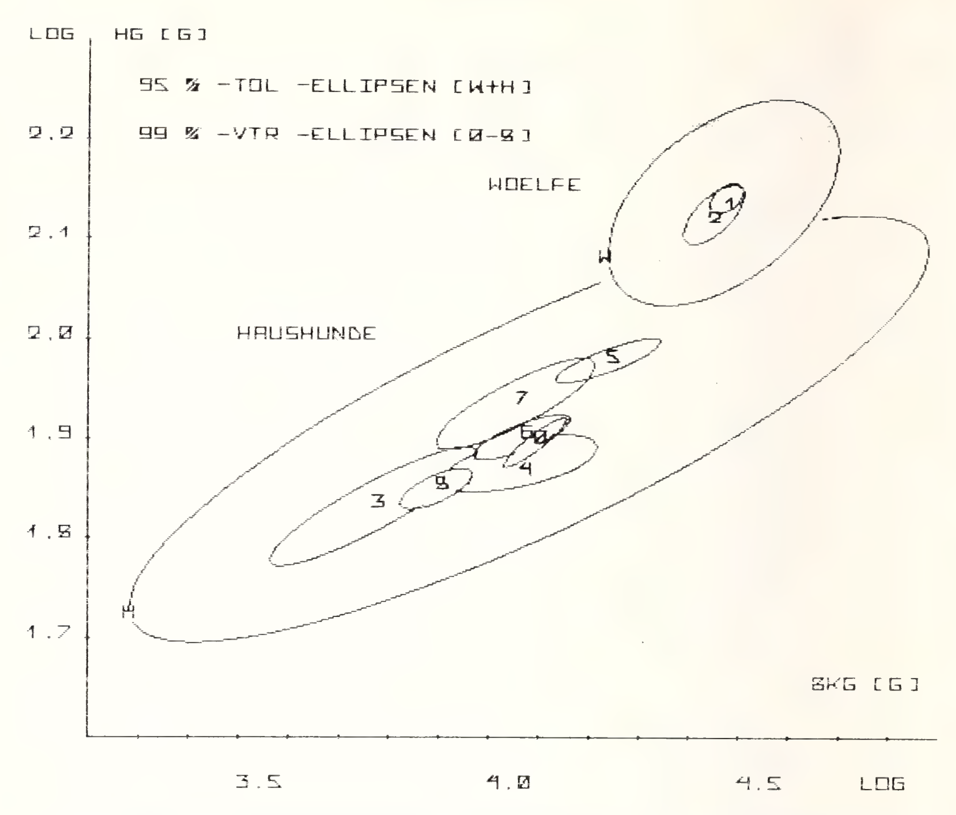



*Abb. 2.* Toleranz- und Vertrauensgrenzen bei Wölfen und Haushunden. 0 = Verwilderte Hunde, 1 = *C. l. lupus*, 2 = *C. l. pallipes*, 3 = Pinscher, 4 = Spitze, 5 = Doggen, 6 = Pudel, 7 = Windhunde, 8 = Terrier

perwuchsformen, sind festgestellt worden, spiegeln aber lediglich die häufig beobachtete Tatsache einer erhöhten Variabilität bei domestizierten Tieren wider.

## Zusammenfassung

Ziel der Studie war, aus umfangreichem Datenmaterial von Wölfen (*C. l. lupus, C. l. pallipes*) und Haushunden unterschiedlicher Rassenzugehörigkeit, die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen zu untersuchen. Keine signifikanten Unterschiede im Hirngewicht bestehen zwischen *C. l. lupus* und *C. l. pallipes*. Abnahmen im Hirngewicht von 27,5% sind bei Haushunden gegenüber Wölfen zu verzeichnen.

Innerhalb der Hunderassen lassen sich 7 Rassengruppen bilden, die wohl aufgrund ihrer Zuchtbesonderheiten Abweichungen in Lage und Anstieg ihrer Ellipsenhauptachsen zeigen, die jedoch immer innerhalb der Hirn-Körpergewichts – Vertrauensellipse für Haushunde liegen.

## Literatur

Bronson, R. T. (1979): Brain weight – body weight scaling in breeds of dogs and cats. Brain Behav. Evol. **16**, 227–236.

Documenta Geigy (1975): Wissenschaftliche Tabellen. Stuttgart: G. Thieme.

Hemmer, H. (1975): Zur Abstammung des Haushundes und zur Veränderung der relativen Hirngröße bei der Domestikation. Zoologische Beiträge N. F. **21**, 97–104.

— (1978): Innerartliche Unterschiede der relativen Hirngröße und ihr Wandel vom Wildtier zum Haustier. Ein Diskussionsbeitrag. Säugetierkdl. Mitt. **26**, 312–317.

Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere – zoologisch gesehen. Stuttgart: G. Fischer.

Keller, D.; Huber, W. (1976): Das Abstammungsproblem des Haushundes. In: 100 Jahre Kynologi-

sche Forschung in der Schweiz. Hrsg. Schweizerische Kynologische Gesellschaft. Bern: Albert-Schweitzer-Stiftung. 51–56.
Klatt, B. (1921): Studien zum Domestikationsproblem. I. Untersuchungen am Hirn. Bibliotheca genetica 2.
Oboussier, H. (1955): Das Verhalten der Hypophyse bei reciproken Kreuzungen von Hunden gegensätzlicher Wuchsform. Zool. Anz. **155**, 101–111.
— (1958): Zur Kenntnis der Wuchsform von Wolf und Schakal im Vergleich zum Hund. Morph. Jb. **99**, 65–108.
Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93–140.
Röhrs, M.; Ebinger, P. (1978): Die Beurteilung von Hirngrößenunterschieden zwischen Wild- und Haustieren. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **16**, 1–14.
Schleifenbaum, Christine (1973): Untersuchungen zur Ontogenese des Gehirns von Großpudeln und Wölfen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **141**, 179–205.
Schneider-Leyer, E. (1960): Die Hunde der Welt. Rüschlikon-Zürich: A. Müller.
Schulz, W. (1969): Zur Kenntnis des Hallstromhundes (*Canis hallstromi* Troughton, 1957). Zool. Anz. **183**, 47–72.
Stephan, H. (1954): Die Anwendung der Snell'schen Formel $h = k^s \cdot p$ auf die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei verschiedenen Hunderassen. Zool. Anz. **153**, 15–27.
Weidemann, W. (1970): Die Beziehung von Hirngewicht und Körpergewicht bei Wölfen und Pudeln sowie deren Kreuzungsgenerationen $N_1$ und $N_2$. Z. Säugetierkunde **35**, 238–247.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. PeterEbinger, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71

# Age determination in the weasel (Mustela nivalis) in relation to the development of the skull

By Carolyn M. King

*Animal Ecology Research Group, Department of Zoology, Oxford*

*Receipt of Ms. 18. 6. 1979*

## Abstract

Methods of age determination applicable to the weasel are reviewed. The large variability of British weasels in body size and age at reproductive maturity makes classification difficult. The only possible objective criterion is chronological age, even though classes so defined are rather heterogenous. From study of 44 skulls of known age a preliminary method of classification was evolved, which assumes that all weasels are born on 1 June, and then groups them first by month killed and then into first or second year-classes on a combination of characters, principally the closure of the post-orbital constriction. Older weasels, of unknown age, can be separated from the second year-class if necessary by wear of the carnassial teeth. Results given by this method (referred to as the date-skull-baculum (DSB) method, from the 3 essential data) are compared with those given by the periosteal zonation of the mandible, wear of the canines, closure of the sutures, and development of the lateral suprasesamoid tubercle. The best method to use depends on the size and season of collection of the sample: for large samples from one area, especially if collected only in summer and autumn, the DSB method is satisfactory: for small or heterogenous samples, the suture method is best. Periosteal lines in the mandible were clearly visible but related more to the size of a weasel than to its age.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4503-0153 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 153–173
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## 1 Introduction

There is at present no satisfactory method for determining the ages of weasels. Various authors have attempted to divide samples of weasels into age groups, but none except LOCKIE (1966) was able to relate the characters they observed to known age. For reasons that this paper seeks to show, the lack of known-aged material makes age determination in *Mustela* spp. impossible.

LOCKIE (1966) livetrapped weasels in two areas in Scotland and observed the wearing down of the upper canine teeth in individuals recaptured over periods of up to three years. From these data he calculated the rate of wear and designated six annual age classes, but he has not so far published the details.

Other authors have examined the variation of age-dependent characters in samples of dead weasels of unknown ages. Criteria such as weight of the baculum, development of the sagittal crest, closure of the nasal sutures, and wear of the teeth may all be used to rank individuals in order of age, and then into relative age-groups, but the resulting age structures cannot be compared with each other, and represent unknown chronological intervals (HANSSON 1968; BARBU 1968; FOG 1969; STUBBE 1969).

This technical deficiency has seriously hindered studies of weasel populations, which is regrettable, since the weasel is a common small carnivore in many terrestrial communities, and it would be useful if we could make at least a first estimate of its significance in community interactions, including those on game estates. There are also many other fascinating theoretical ideas, e. g. on the evolution of life history strategies, to which a study of weasels could contribute relevant data from large samples more easily than studies of most carnivores, but not until we can measure age structure and age-specific fecundity and mortality in wild populations (STEARNS 1977).

## 2 Literature review

General reviews on age determination in mammals have been published recently by MORRIS (1972), SPINAGE (1973), STEENKAMP (1975) and PUCEK and LOWE (1975), so the review below is confined to methods which have been or could be applied to small mustelids.

Throughout this paper the common name "weasel" refers to *Mustela nivalis*, and "stoat" to *M. erminea*. Other *Mustela* spp. are referred to by their specific names.

### 2.1 Baculum weight and morphology

Age-related changes in the baculum were observed by HENSEL (1881) and other early anatomists, e.g. POHL (1909), CHAINE (1925) and DIDIER (1947): most later workers have used this feature for distinguishing young from adult mustelids, e. g., HILL (1939), POPOV (1943), ELDER (1951), LECHLEITNER (1954), FOG (1969), FITZGERALD (unpubl.), WALTON (1968), VAN SOEST and VAN BREE (1970), and WALKER (1972). WRIGHT (1950) proved experimentally that the development of the baculum is related to secretion of androgens, and is prevented in *M. frenata* castrated before puberty. HEIDT (1970) described the development of the bacula of 10 known-aged *M. rixosa*. Frequency distributions of baculum weight, together with examination of morphology, are sufficient in *M. vison* to distinguish young from adults (GREER 1957).

### 2.2 Development of the skull, particularly of the post-orbital constriction

HENSEL (1881) gave an accurate description of the narrowing of the post-orbital constriction in stoats and showed that skulls could be arranged in a row of age-ranks on the basis of this feature, and others such as the closing of the sutures. MAL'DZHYUNATE (1957), BOISE (1975), and BUCHALCZYK and RUPRECHT (1977) used it to define age classes in marten (*Martes martes*), fisher (*Martes pennanti*) and polecats (*Mustela putorius*) respectively. Other writers have observed it but for various reasons not used it (LECHLEITNER 1954; HAMILTON 1933; VAN SOEST and VAN BREE 1970).

Other cranial indicators of increasing age include the closing of the nasal sutures (HALL 1951; HANSSON 1968), the relationship between the widening zygomatic breadth and the narrowing post-orbital breadth (ANDERSON 1970), sagittal crest (HILL 1939; REINWALDT 1959; FOG 1969; VANSOEST and VAN BREE 1970), and the general shape and texture of the cranium (HALL 1951; FITZGERALD unpubl.). VERSHININ (1972) found that a comparison of characters reflecting the shape of the skull "distinguished with sufficient clarity the skulls of first-year from older stoats".

Most cranial features give good separation of juveniles, but the rate of change slows down later. The definition of classes in a smooth growth series is often arbitrary and difficult, but the post-orbital constriction continues to develop for longer than any of the other features (VAN BREE et al. 1966) and can be measured, though of course the classes so defined show considerable overlap.

### 2.3 Dentition

Small mustelids develop adult dentition early (HAMILTON 1933; HILL 1939; MAZAK 1963) and few with milk teeth appear in collections. STROGANOV (1937) constructed a key recognising 6 year-classes based on wear of the carnassial teeth in stoats, but HILL (1939), LECHLEITNER (1954) and VAN SOEST and VAN BREE (1970) concluded that toothwear in their material was too variable to be of use in age determination.

### 2.4 Lateral suprasesamoid tubercle (LSST)

This small bony process on the distal end of the femur is claimed to offer a reliable means of separating juvenile from adult stoats (VAN SOEST and VAN BREE 1970), mink, *M. vison* (LECHLEITNER 1954; GREER 1957), and *Martes* spp. (LEACH et al. in press). It is particularly valuable in females, which lack a baculum. It has not been tried in weasels.

### 2.5 Growth lines in bones and teeth

This method, unlike any of the above, is based on discontinuous growth. The presence of growth-lines is well documented in many species (KLEBANOVA and KLEVEZAL' 1966; KLEVEZAL' and KLEINENBERG 1967, and many recent specific descriptions) and their correlation with an annual cycle of growth is usually assumed (SERGEANT 1967). KLEBANOVA and KLEVEZAL' (1966) state that stoats have a maximum of 3 periosteal lines, and that weasels have none. VAN SOEST and VAN BREE (1970) found a good correlation between canine cementum lines and baculum weight in 37 stoats. If reliable, growth lines could be more accurate than any other method of age determination; if not, more misleading.

### 2.6 Other methods

Some known methods were not tried in this study. The time of closure of the femoral epiphyses is a function of size and sex, rather than age, in *Martes* spp. (DAGG et al. 1975). In stoats and weasels they close too early to be useful. The weight and chemistry of the eyelens (PELTON 1970; OTERO and DAPSON 1972) are greatly affected by temperature and the state of preservation of the carcasses. Most of my material was stored deep-frozen, and some was not very fresh when collected. Body weight, used to indicate age by FOG (1969), may vary in live individuals from day to day by up to 13% of the mean for 4 days (KING 1975), as well as with season and area, and is clearly not a suitable criterion for age determination.

## 3 Material and methods

### 3.1 The problem of defining age classes

There are two possible approaches to the problem of determining age in cases where known-aged material is insufficient or absent. One approach is to arrange the specimens into natural age classes, bounded by definable characters regardless of what chronological intervals they represent. Most studies using continuously developing characters, such as the skull and baculum, use this method, though because these characters form a growth series, the measurable features overlap between classes, and the non-measurable ones are difficult to judge. Statistical tests applied to such data often reject characters which could be used if some way of overcoming the problem of overlap could be devised. The second approach is to decide the chronological interval required beforehand, and then examine the specimens to see if they can be reliably placed in these classes. This method is essential in all studies dealing with discontinuous criteria, such as annual growth lines in bones and teeth, and also when the sample is to be divided into year-classes, by whatever method, for population analysis. It is the more flexible of the two approaches,

because if the first-year group is distinguished from the rest, it can often be subdivided into natural groups if desired; but natural groups defined without reference to the date of death cannot be rearranged to give year-classes.

## 3.2 Characteristics of weasels causing difficulties for age determination

### *3.2.1 Reproduction*

Females are fertilised in spring, implant immediately and produce young in about 35 days. Lactation lasts about 3–5 weeks and families break up by 9–12 weeks (Corbet and Southern 1977). In seasons of abundant food, adult females may produce a second litter in summer, and some of the early-born young females may breed in the season of their birth. Early-born young males may also be well developed by the autumn, when in males of all ages the gonads regress and ossification of the baculum ceases. Hence, the overwintered young animals of either sex approaching the next breeding season may be from 5–10 months old, and their gonads and bacula may be either completely immature or in any stage of transition to the adult form. This variability makes the cohort of young very heterogenous and soon overlapping with the adult class. Hill (1939) graphically described the difficulty of classifying weasel skulls without known-aged material, and Stubbe (1969) concluded that the only way to determine the ages of weasels is by comparison with known-aged skulls.

### *3.2.2 Variability in body size*

Sexual dimorphism is pronounced and males vary greatly both within and between populations. The range of mean body weights of males in 5 British samples was 107–131 g, and of condylobasal lengths, 37.0–40.1 in 7 samples, tending towards larger males in the north of Britain (King 1977). In one area observed the mean weight of resident males was 115 g in one winter season and 100 g in the next (King 1975). Females vary less, individually and geographically, and reach their adult body size slightly earlier than males (Corbet and Southern 1977). Late born young of either sex may not be fully grown by winter and remain small until spring (Hill 1939). Most skeletal characters develop to different degrees in individuals of the same age but different sizes (Wright 1947; van Soest and van Bree 1970). Those intended to be correlated with age must be used with caution.

## 3.3 Definitions of age classes in weasels

Clearly, the biology of weasels makes the definition of natural age groups difficult. Criteria of reproductive maturity or body size separate the immature from the mature at different ages, according to when in the season they were born. The only useful objective definition is based on chronological age, irrespective of physical or reproductive maturity. Hence, this study uses the second approach to age classification. First I examined a series of known-aged skulls for means of distinguishing year-classes. Then I used a sample of wild-caught weasels to compare the results given by the known-aged criteria and by several methods described by previous authors. The finalised method was proven in practice on several further collections (not discussed here) before being considered for publication.

Weasels caught before June of the season after their birth are called "Young", a non-committal term not implying anything about their reproductive status. Second-year weasels are certainly all adults so it is safe to label this class "Adult". Weasels older than 2 years are called simply "Old". The term "first-year" for the first group has been avoided because young weasels may in fact be any age up to 14 months old. Likewise, weasels in the second year-class may be from 10 to 26 months old. The upper age limit of the third group is not known.

## 3.4 Material

### *3.4.1 Known-aged skulls*

Dr. Fritz Frank of Braunschweig (W. Germany) kept a colony of weasels for about ten years, in which 94 young were born. He kept the carcasses of 44 (26♂♂, 18♀♀) which died naturally or accidentally, together with the dates of birth and death, and records of body length and weight, breeding condition and history. He cleaned the skulls by boiling, and kept the carcasses in preservative. He kindly allowed me to examine the skulls and records, and to extract and clean 16 bacula from the carcasses. I did not extract the femurs. Of the 44 weasels, 70% were less than one year old, an age distribution similar to that of wild weasels. Each skull was photographed and measured (Fig. 1).

### *3.4.2 Wild-caught weasels*

Carcasses of 171 weasels were collected from gamekeepers on 3 game estates in Sussex, Northumberland and Wigtownshire, and from Wytham, a reserve in Berkshire where a livetrapping study was in progress (King 1975). Most were killed in the humane "Fenn" spring trap, which kills almost instantly and allows the collection of specimens with teeth undamaged by attempts to escape (King and Edgar 1977). Carcasses were preserved frozen and cleaned by dermestid beetles. The same material was included in a previous paper, where full details of the collections are given (King 1977: sample nos. 4, 5 and 6 plus the first 55 of sample 1).

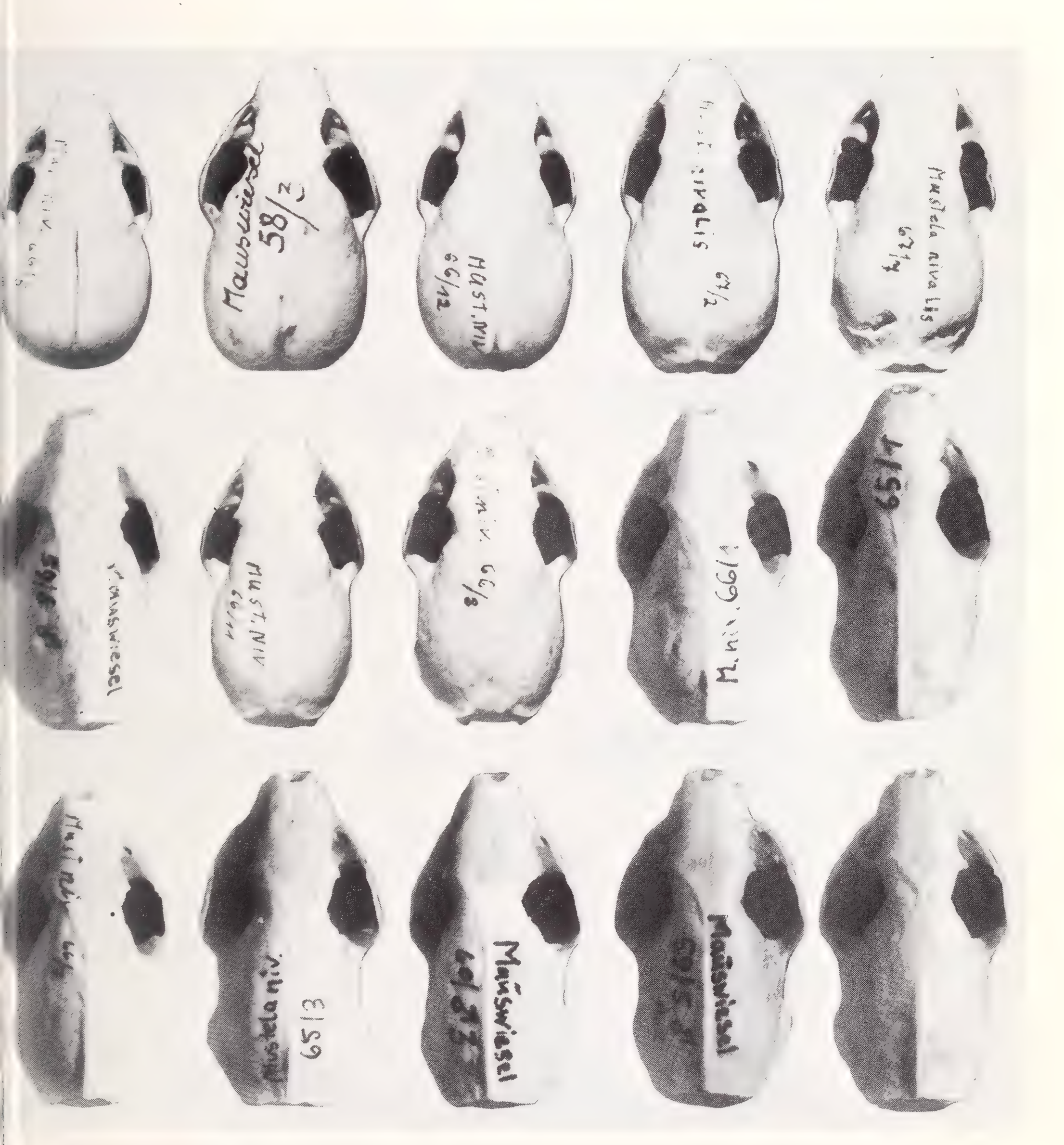


*Fig. 1a.* Skulls of male weasels of known age. Scale: 1.23:1.0 mm. Ages in months of skulls illustrated; *Left* to *right* of upper row: 1.2, 1.5, 1.6, 2.1, 2.8., *left* to *right* of middle row: 3.0, 3.9, 4.4, 5.3, 7.3; *left* to *right* of bottom row: 8.5, 8.9, 11.5, 20.8, 63.6

### 3.5 Laboratory procedures

Clean skulls were measured with a vernier micrometer (Fig. 2). Bacula were air-dried, measured and weighed to the nearest 0.1 mg. The development of the lateral suprasesamoid tubercle of the femur was estimated by eye on a 3-point scale from the photographs given by VAN SOEST and VAN BREE (1970). The state of closure of the nasal sutures was estimated by eye on a 4-point scale after HANSSON (1968). The degree of wear on the canine teeth was estimated by eye on a 6-point scale from photographs of the skulls

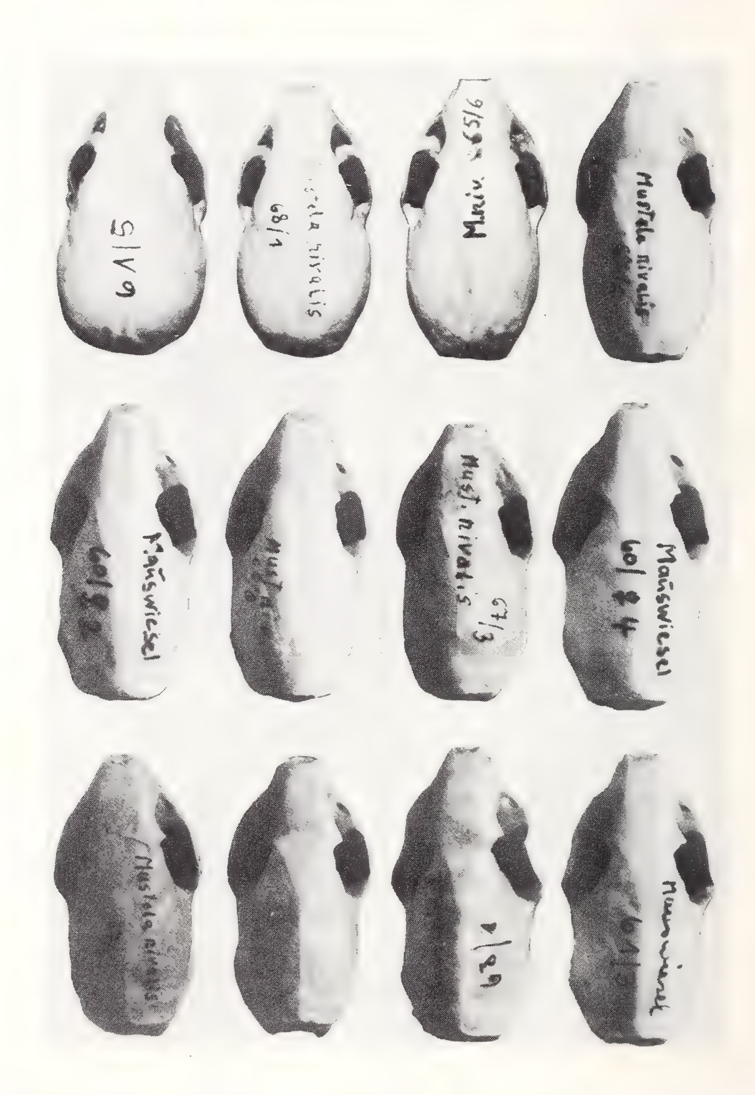


*Fig. 1 b.* Skulls of female weasels of known age. Scale: 1. 23:1.0 mm. Ages in months of skulls illustrated: *Left* to *right* of upper row: 1.5, 2.9, 3.3, 6.3; *Left* to *right* of middle row: 11.1, 12.0, 16.8; *Left* to right of bottom row: 17.3, 19.4, 31.1, 38.5

of known-aged wild weasels kindly loaned by Dr. J. D. LOCKIE. One mandible from each skull of the weasels from the game estates was decalcified whole for 7 days in 5% trichloroacetic acid. Transverse sections were cut at about 35 $\mu$ on a freezing microtome through the mandible and the anterior cusp of the lower carnassial tooth ($M_1$) together, stained with Mayers haemalum and mounted in Canada Balsam. Mandibles of weasels from Wytham were not sectioned, except those from animals with a known history.

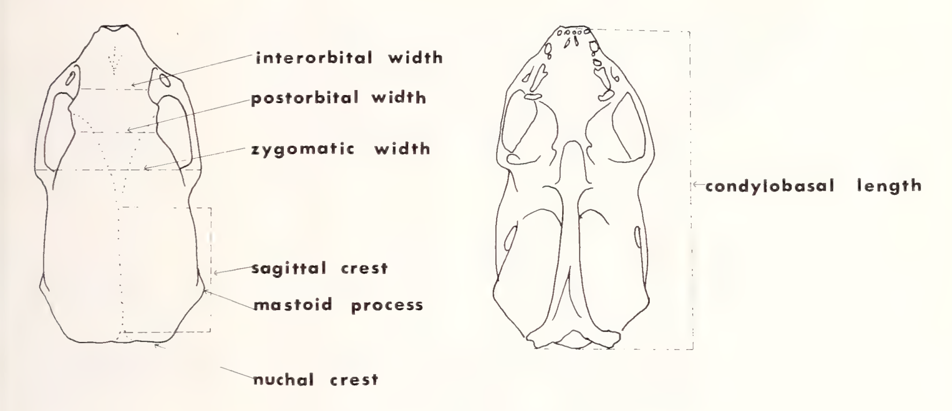



*Fig. 2.* Cranial nomenclature

## 4 Results

### 4.1 Characters related to age in known-aged weasels

Representative stages in the development of the known-aged skulls are illustrated in Figs. 1a and b. In most respects the skull of the weasel reaches adult form by the age of 6 months. The nasal sutures in both sexes are coalesced by 3 months, and invisible after 6 months. In females the sagittal crest is more variable than in males and may not reach fully adult form for 12 months. Only the post-orbital constriction changed over a long enough period in both sexes to distinguish year-classes, and was easy enough to observe to be of practical value. In young of both sexes under about 3 months old the post-orbital width is greater than the inter-orbital width. In males the post-orbital width narrows to equal the inter-orbital at 4–6 months, and thereafter continues to narrow slowly, probably throughout life. In few females does the post-orbital width become much less than the inter-orbital, and then not until after 12 months of age. The regressions of the ratio of post-orbital to interorbital width, called here the post-orbital ratio, on months of known age are $r = 0.89$ for males, and $r = 0.78$ for females, both significant at $P < 0.001$ (Fig. 3). These data confirm the statement of PETROV (1956), that the skull of the female mustelid is not a reduced copy of the male: it has a different growth rate and retains more juvenile features in the adult than does the male. This needs to be borne in mind when comparing the growth series of male and female skulls.

Both weight and length of the baculum increase significantly with age (Fig. 4). The variance ratio is not significant, probably because of the small sample size, but suggests that weight is the better correlate. Females have no baculum, but though this is compensated for to some extent by the longer time over which post-orbital narrowing proceeds, age determination is still less reliable in females.

Although the captive young were born at various times of the year their skulls have been arranged as a single growth series for the purpose of comparing with skulls of unknown age. If season of birth had any effect on their growth rate, it is scarcely detectable (Fig. 1). But weasels born in the wild may not be so consistent, and this too is a factor that should be borne in mind when using Fig. 1 as a standard.

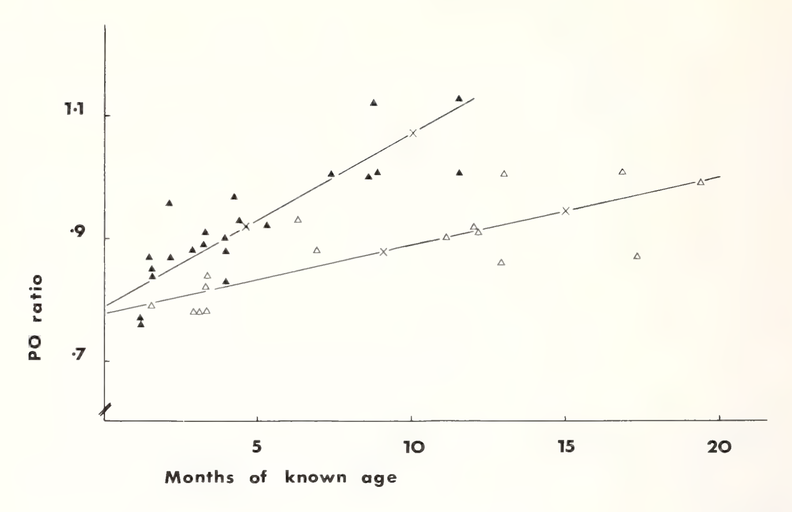



*Fig. 3.* Regression equations for post-orbital ratio against known age in male and female weasels. Closed symbols = males. X = calculated regression points. Males: y = 0.800 + 0.028 x; r = 0.89, $P < 0.001$. Females: y = 0.783 + 0.011 x; r = 0.78, $P < 0.001$

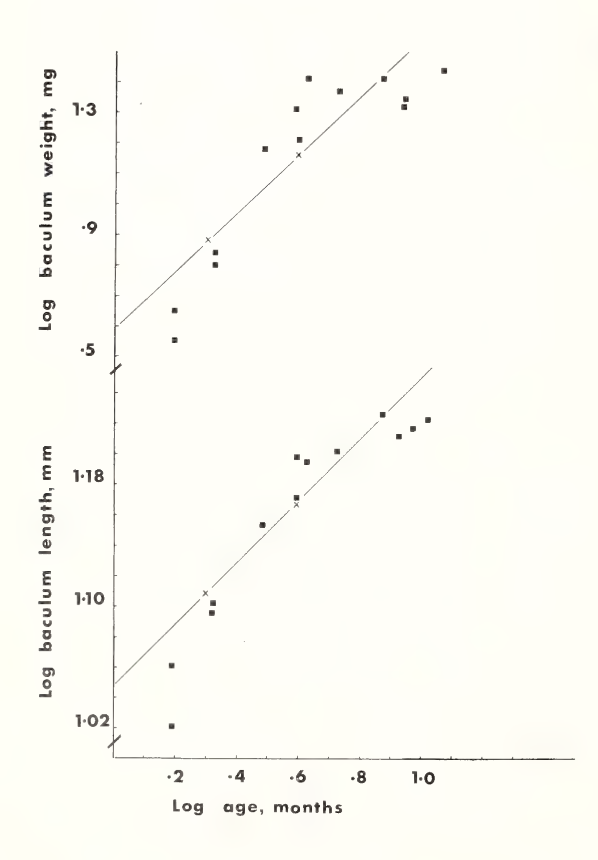



*Fig. 4.* Development of the baculum in weasels of known age.
*Above,* weight: y = 0.614 + 0.915 x; r = 0.85, $P < 0.001$
*Below,* lenght: y = 1.050 + 0.197 x; r = 0.83, $P < 0.001$
Variance ratio F = 1.108, $P < 0.05$

The captive weasels were fed only on live *Microtus* from an adjacent laboratory colony. The carnassial teeth of the known-aged skulls showed no exposure of dentine until past 2 years of age. This criterion, though less reliable than the others, can be used if necessary to give an approximate upper limit to the second year-class. For some analyses it could be useful to remove weasels in their third year or older, whose actual age is unknown.

## 4.2 A comparison of methods for age determination in weasels

In this section, the results of applying various methods of age determination to the sample of 171 wild-caught weasels are compared. The first method is derived from my study of the known-aged material described above; the others include as many as practicable of the previously known methods summarised in the review.

### *4.2.1 The date-skull-baculum method (DSB)*

The basis of this method in practice is classification by year class and date, not by absolute age. The skulls are laid out, each sex and sample separately, in 12 groups according to the month of death, beginning in June. In each month-group the young of the previous season are separated from the older weasels, giving 2 series of 12 groups each. When correctly arranged the 2 series form a continuum showing the development of the cranium and baculum. A skull collected in a known month could fall into one of only 2 groups, and, because of the year's difference in growth between them, was conspicuous if misplaced in the first 6 months of the series, though less so later. Criteria of shape (including the appearance of the post-orbital constriction, the sagittal and nuchal crests and the mastoid processes) and texture of the bone were important. In males, the weight and conformation of the baculum was also taken into account, and all doubtful cases checked against the photographs of the known-aged skulls (Fig. 1).

Because of the geographical variation in size of British weasels, age classification based on this ranking method should be done strictly within localities. Further, the whole sample from one place should be examined simultaneously, because the process is comparative and classification of single specimens is hazardous. If the date of death is not known, classification should not be attempted, except in the case of obvious juveniles under about 3–4 months old.

The median birth date of British weasels was taken as 1 June, from the monthly distribution of pregnant and lactating weasels found in these collections and by Deanesly (1944). The season of births is long, about 4–5 months, so "age" counted from 1 June is the mean of a range of ages of perhaps 2 months each way. The first few monthly groups of the first year class will contain skulls which are obviously either early-born or late-born, and, from comparison with the known-aged skulls, different in absolute age by up to 2 or 3 months; later, the distinction blurs. There may even be a few very young animals caught in May, which have to be added to the June group of young. The only objective way to deal with this situation is to make the classification by year class and date, not by age, even though this means that the members of a particular monthly group may span a range of ages according to their birth date. In some continental countries, and in North America, there appears to be no definite breeding season at all (Pohl 1910; Hall 1951); this method is not applicable there.

The skulls of most British weasels are damaged in the post-orbital region by *Skrjabingylus nasicola*, a destructive nematode parasite (King 1977). In samples from districts where *S. nasicola* is common, the post-orbital widths cannot usually be measured and plotted for all skulls, as in the known-aged weasels. However, this is not too serious, as the difference in post-orbital ratio between two weasels a year apart in age was usually clear despite the damage (Fig. 5), so almost all skulls could still be assigned to a year class (Table 1).

The sagittal crest, an obvious feature used for age determination ever since it was de-

*Table 1*

**Percentage year-class ratios given by three independent methods for 4 samples of weasels**

| | Date-skull-baculum | Mandibular periosteal lines | Canine wear |
|---|---|---|---|
| Sussex | | | |
| 0–1 year | 85.5 | O 52.3 } R 38.6 } 90.9 | 63.6 |
| 1–2 years | 14.5 | 9.1 | 29.0 |
| 2–2 years } | 0 | | 5.6 |
| 3–4 years } | | | 1.8 |
| n | 55 | 44 | 55 |
| Northumberland | | | |
| 0–1 year | 66.7 | O 23.9 } R 16.3 } 40.2 | 37.0 |
| 1–2 years | 31.5 | 32.4 | 59.3 |
| 2–3 years } | 1.9 | 13.5 | 3.7 |
| 3–4 years } | | 13.5 | 0 |
| n | 54 | 37 | 54 |
| Wigtownshire | | | |
| 0–1 year | 78.9 | O 14.3 } R 14.3 } 28.6 | 17.7 |
| 1–2 years | 21.2 | 21.4 | 52.9 |
| 2–3 years } | 0 | 35.7 | 23.5 |
| 3–4 years } | | 14.3 | 5.9 |
| n | 33 | 28 | 34 |
| Wytham | | | |
| 0–1 year | 67.9 | Sample | 37.1 |
| 1–2 years | 28.6 | too | 29.6 |
| 2–3 years } | 3.5 | small | 22.2 |
| 3–4 years } | | | 11.1 |
| n | 28 | | 27 |
| Total sample | | | |
| 0–1 year | 74.9 | 57.8 | 41.8 |
| 1–2 years | 24.0 | 20.2 | 43.5 |
| 2–3 years | 1.2 | 13.8 | 11.2 |
| 3–4 years | 0 | 8.3 | 3.5 |
| n | 171 | 109 | 170 |

scribed by HENSEL (1881), is helpful in distinguishing year-classes. Its development greatly influences the shape and maturity of the skull, and, unlike shape, it can be measured. But the length of the sagittal crest cannot be used as an objective criterion of age. The rate and extent of the development of the crests of the skull are related to the size and work of the jaw muscles inserted into them (BELL 1956); body size may influence their appearance more than sex or age. In 41 male weasels of the same age from 3 areas of Britain, collected between January and March of their first year, the mean length of the sagittal crest varied as follows: Sussex, 17.5 mm (n = 10); Northumberland, 18.9 mm (n = 14); Wigtownshire, 20.9 mm (n = 17). The mean body weights of males from these areas were 109 ± 0.9 g, 121 ± 4.3 g and 131 ± 3.1 g respectively. Hence, age structures based on this criterion could be misleading; this is the main reason why the DSB method of age determination in the geographically variable British weasels can be done only within local samples, not on heterogenous collections or on individuals.

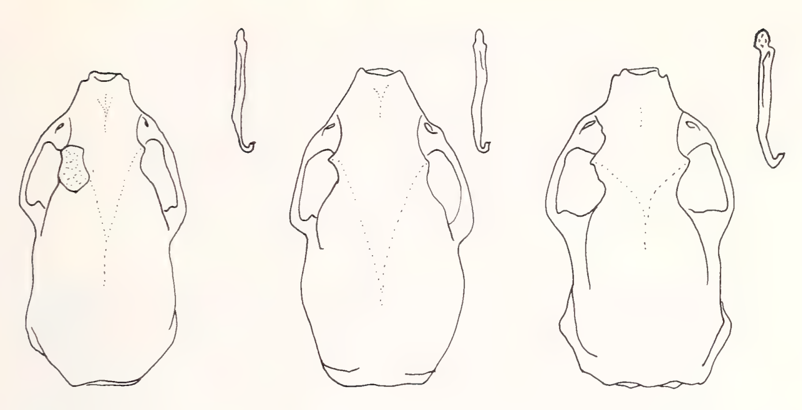


*Fig. 5.* Determining the age of a weasel in practice. *Left:* The skull and baculum of a wild weasel of unknown age killed on 17 Sept. 1969. Taking the median birth date as 1 June, this weasel could be either about 3½ months old or about 15½ or more months old. Compare with the skulls and bacula of weasels of 3.3 (*center*) and 11.5 (*right*) months of known age. Despite the distortion of the post-orbital constriction caused by *Skrjabingylus* it is still possible to say with certainty that the left hand specimen was a young weasel.

### 4.2.2 *Periosteal zonation*

Growth lines in the periosteal zone of the jaw sections were clearly visible, but difficult to interpret. Some lines were shorter than others, or very close together: do "half" and "double" lines still count as one? (Fig. 6). The "resorption line" of Klevezal' and Kleinenberg (1967) was usually, though not always, visible and was recorded as "R". Its significance in the weasel is unknown. Six weasels of known history from my live-trapping area (King 1975) were not helpful in interpreting lines, and one caught as a juvenile and kept in captivity for 18 months showed no lines (Table 2). Even though I followed the instructions of Klevezal' and Kleinenberg (1967) on interpretation, 26% of all sections had to be rejected because they could not be read. Age distributions, calculated assuming one line equals one year, are shown in Table 1.

*Table 2*

**Periosteal layering in mandibles of weasels with a known history, from Wytham Wood (King 1975)**

| Tag No. and sex | Months between first and last capture | DSB age | Growth lines visible | Date of death |
|---|---|---|---|---|
| ♂ 13 | 4 | Young | R + ½ | 12. 3.69 |
| ♂ 10 | 5 | Young | O | 13. 3.69 |
| ♂ 7 | 6 | Young | O | 10. 3.69 |
| ♂ 8 | 8 | Adult | O, ? 1 forming | 12. 5.69 |
| ♂ 11 | 12 | Adult | R + ½ | 30.10.69 |
| ♂ 22 | 12 | Adult | R + 1 forming ? (Fig. 6) | 9. 6.70 |
| ♀ Captivity | 18 | Adult | | 10.12.69 |

Ages at first capture were unknown, except that ♂ 22 was probably born on the study area in June 1969, and the captive female was caught on 3.7.68 aged <50 days (milkteeth present, see Mazak 1963).

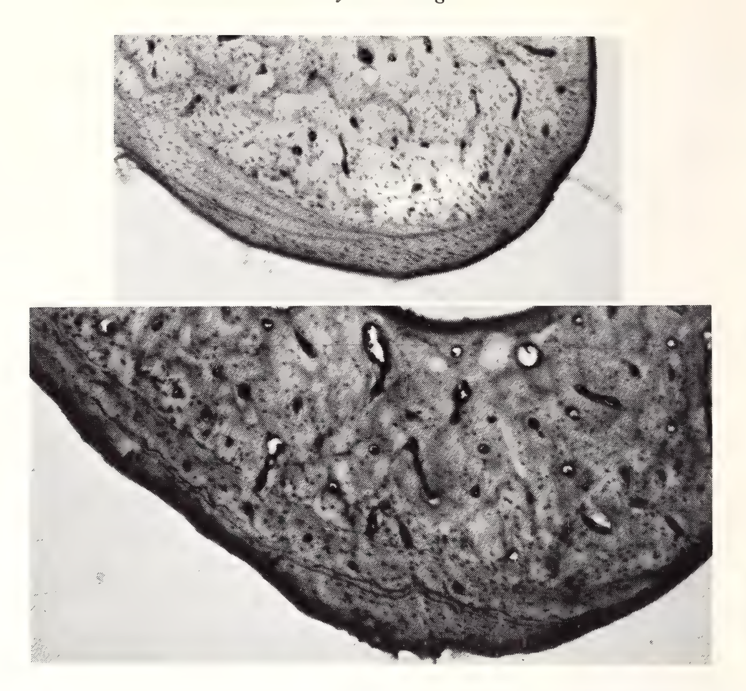


*Fig. 6.* Difficulties in counting periosteal layering in the mandibles of weasels. *Above:* ♂ 22 from Wytham, known to be 12 months old (table 2). *Below:* A male from Northumberland killed in August of its second year (c. 14 months old) Both × 54

### *4.2.3 Wear of the canine teeth*

The main attraction of this method is that one might use it on living animals. I applied it throughout a live-trapping study of 22 months (KING 1975) and found a wide individual variation in rate of wear. The time over which I was able to recapture live individuals ranged from 6 weeks to 12 months, and the overall rate of wear appeared to be about twice that estimated by LOCKIE from Scottish material. Two of LOCKIE's categories were passed in one year or less (16 weasels observed).

I also applied the method to the 171 skulls and found difficulty in being consistent in assigning specimens to the 6 age categories, and also in recognising teeth which had been broken and subsequently levelled by wear. Age structures are shown in Table 1.

### *4.2.4 The baculum used alone*

Both weight and length of the baculum are related to age (Weight, $r = 0.69$, $P < 0.001$; Length, $r = 0.46$, $P < 0.001$), but the variance ratio of $F = 1.514$ shows that weight (Fig. 7) is significantly better correlated than is length ($0.05 > P > 0.01$). The distribution of baculum weights for all the 121 males together is almost a normal curve (Fig. 8); the slight trace of bimodality offers little prospect of using baculum weight unaided to divide age groups without massive overlap. Conformation is not helpful either, because bacula can be arranged in a series showing a smooth transition from the simple juvenile form to the fully developed proximal head of the adults.

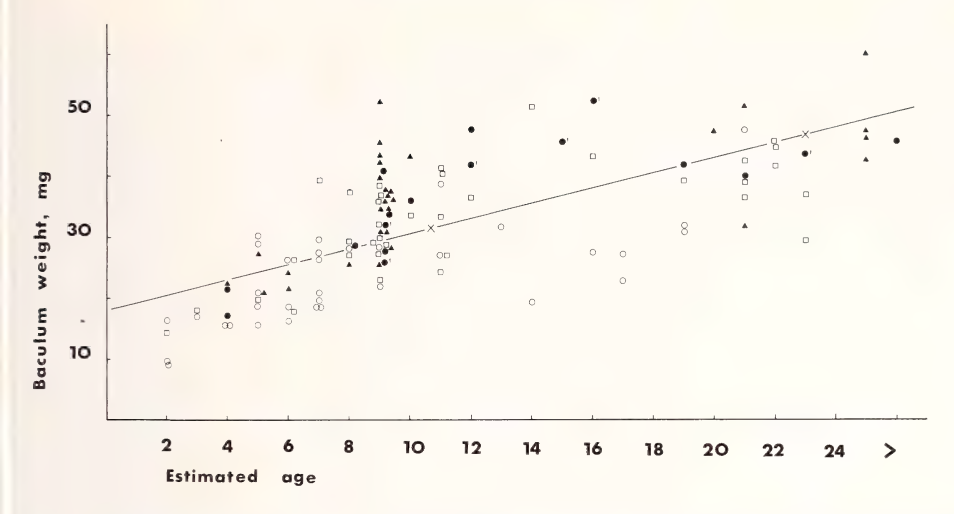



*Fig. 7.* Weight of the baculum plotted against estimated age in months (DSB classes: July of the first year = 1 month old, etc.) in 121 wild-caught weasels. Symbols: ○ = Sussex; □ = Northumberland; ● = Wytham (! tagged individuals); ▲ Wigtownshire; x = calculated regression points. $y = 18.5 + 1.23x$; $r = 0.69$, $P < 0.001$

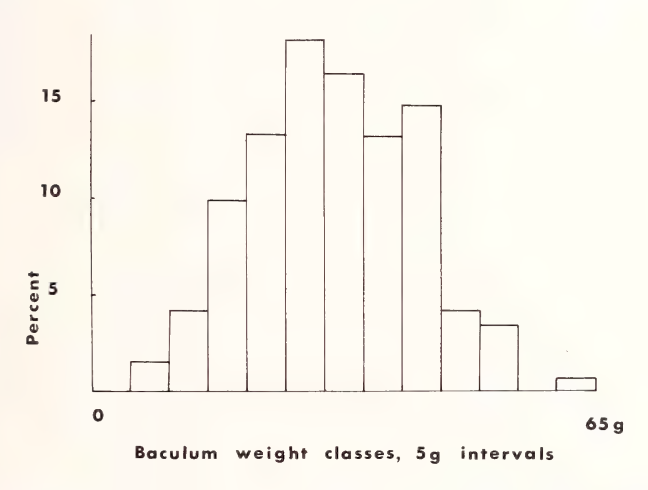



*Fig. 8.* Frequency distribution of baculum weights of 121 male weasels of unknown age

### 4.2.5 Nasal sutures

The four age-groups defined by Hansson (1968) from the state of suture closure are relative only, and hitherto there has been no information from which to estimate the range of ages they represent. For weasels (but not larger species of *Mustela,* in which suture closure takes longer) approximate calibration is now possible (Table 3). This makes the suture closure method much more useful, especially for small, heterogenous or undated samples for which the DSB method is inappropriate. The results agree reasonably well. My sample contained 21% weasels killed before 31 December of their first year, which could be up to 8 months old. The suture closure method designated 25% of the sample as belonging to Classes I–III, up to 6 months old.

The main disadvantage of using this method alone for weasels is that sutures close early in small animals, so there are 3 categories for weasels aged up to 6 months, but only one for all older ones. This means that the relative proportion of the 4 classes is greatly influenced by the season of collection. For example, most of my 171 weasels were collected in spring, so there were only 8% young in Classes I and II (under 3 months old) while overwintered young and adults fell together into a large group (75% of the sample) in Class IV. By contrast, HANSSON's (1970) sample, presumably including many weasels caught in summer, contained 40% young less than 3 months old. Yet the year-class distribution of the two samples could well be the same. If the suture method is used alone to determine age distributions for population analysis, season of sampling must be controlled, and this is not always possible. For large samples it is better to use suture closure only to help distinguish year classes by the DSB method.

*Table 3*

**Distribution of categories of suture closure**

| | | % skulls per category I | II | III | IV |
|---|---|---|---|---|---|
| HANSSON's categories | | Open | Coalescing | Coalesced but visible | Invisible |
| Age at this stage in known-aged material | | < 3 Months | | 3–6 Months | Over 6 Months |
| Sample | n | | | | |
| Present work | 167 | 0.6 | 7.8 | 16.7 | 74.9 |
| HANSSON (1970) | 319 | 21.6 | 17.9 | 19.7 | 40.8 |

### *4.2.6 Lateral suprasesamoid tubercle (LSST)*

As in the larger mustelids, the development of this tubercle was related to age. It was not present or developing on any small young caught up to September, and it was not completely absent on any adults. But after October, some young already had a fully developed tubercle, and on some adults it was still incompletely developed. In the intermediate group, young caught between February and May, all stages of development were found (Table 4).

*Table 4*

**State of the lateral suprasesamoid tubercle (LSST)**

| LSST | Numbers per DSB class Young June–Sept. | | Oct.–Jan. | | Feb.–May | | Adult | | Totals |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | |
| Present | 0 | 0 | 6 | 8 | 21 | 4 | 24 | 8 | 71 |
| Developing | 0 | 0 | 16 | 3 | 23 | 11 | 8 | 2 | 63 |
| Absent | 6 | 1 | 4 | 1 | 2 | 2 | 0 | 0 | 16 |
| Totals | 6 | 1 | 26 | 12 | 46 | 17 | 32 | 10 | 150 |

This feature is most useful in the negative: absence of the tubercle always identifies a young weasel, but its presence does not necessarily identify an adult. Like nasal sutures, it can be a useful aid to distinguishing year-classes by the DSB method, but is insufficient alone except for samples collected only in mid or late summer. If a summer sample is planned, skulls need not be cleaned, which saves a great deal of work; if skulls are collected but broken in preparation (particularly likely to happen to young specimens), the LSST reliably distinguishes young from adults until September.

## 5 Discussion

### 5.1 Comparing the methods tried

Three of the methods tried gave independent estimates of the yearclass ratio of the sample (DSB, periosteal lines, canine wear); one a relative classification up to 6 months (sutures); and 2 others were rejected for use alone (baculum and lateral suprasesamoid tubercle), though both are helpful when incorporated into the DSB procedure. Table 1 compares the results given by the first 3 methods. There is considerable disagreement between them, and none is statistically very rigorous. This is to be expected in view of the great variability of the material.

The only character known from empirical evidence to be related to age is the growth of the baculum (Wright 1950). Hill (1939) gave the maximum weight of the baculum of first-year weasels as 21 mg. The sample contained 26 young males with bacula of 21 mg or less: of these, the periosteal layering and canine wear methods designated 1 and 6 respectively as adults. This check cannot be applied to the DSB method, since the baculum weight is part of its process: however, in one sample of British weasels in which the damage caused by *Skrjabingylus*

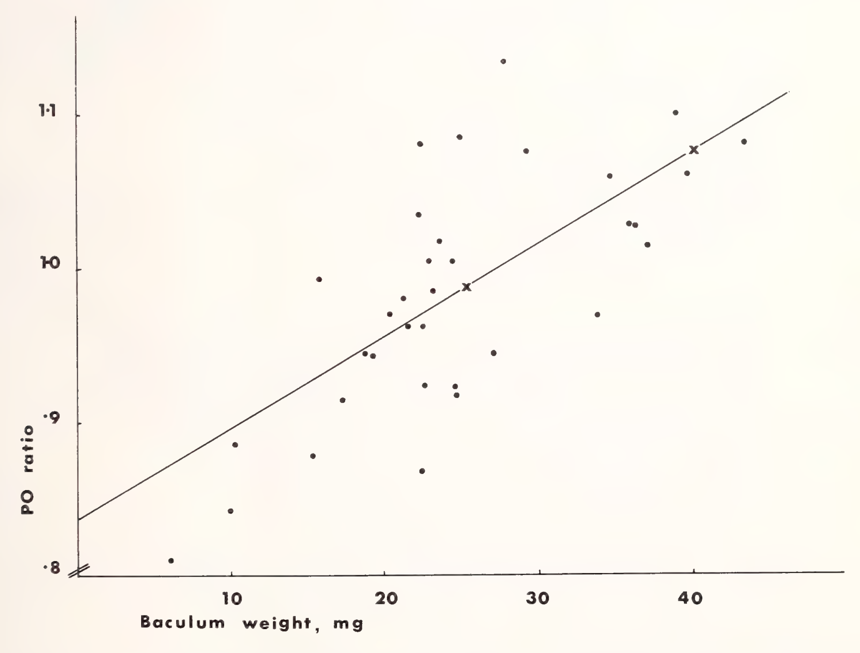



*Fig. 9.* Post-orbital ratio plotted against baculum weight in weasels in which damage by *Skrjabingylus* was slight or absent (sample comprises 35 of 73 males from South Oxfordshire: see King 1977). x = calcultated regression points. $y = 0.836 + 0.006x$; $r = 0.77$, $P < 0.001$

*nasicola* was relatively slight, the post-orbital ratio could be measured and plotted against baculum weight for 35 males. The correlation was highly significant ($r = 0.77$, $P < 0.001$; Fig. 9).[1]

## 5.2 Choice of a method

The choice of a method of age determination depends on the kind of material in hand and the purposes of the analysis.

### *5.2.1 Specimens collected all year round*

For various good practical and biological reasons a sample may have to include animals killed at any time of year. If the intended analysis requires distinction of year classes, the DSB method is less unreliable than the periosteal or canine wear methods. Its accuracy is greatest up to 9–10 months, so it is most sensitive for the bulk of the sample; it is a composite method, taking into account several factors and hence can allow for variability between samples not related to age; and it was established by study of material of known age. On the other hand, it is open to criticism on the grounds that it compares wild and captive animals, it is subject to interference by the destructive cranial parasite *Skrjabingylus nasicola,* the classification process is visual and qualitative, its resolution declines with age, and the ages of the oldest animals are unknown.

Not all analyses require distinction of annual cohorts, but if the specimens are already all classified by year-class and date, division of the sample for analysis can be at whichever month in the first year-class is appropriate for the question in hand. For example, for an analysis of geographical variation in body weight in male weasels, the juveniles would be separated out by making the break-point in December of the first yearclass, but if the analysis required every individual to be reproductively mature, only overwintered weasels killed after March of their first year would be used. For a description of the development of, say, damage from parasitism, the first year class can give up to 12 groups plus a single group for adults (King 1977). So long as first-year animals are distinguishable, the sample can be arranged in whatever way gives the best compromise between the needs of the analysis and the decreasing certainty of age classification through the year.

### *5.2.2 Specimens collected only in summer/autumn*

The problem of declining accuracy can be largely overcome if field collections are carefully designed. The DSB method gives accurate results at least to December; it is simple, does not require elaborate laboratory preparation, and is sufficient for many purposes, if field collections are confined to summer and autumn. For example, in theory the best time to take a sample for population analysis is just after the season of births, when the current season's crop of juveniles have been added to the population and the period of presumed winter mortality has not begun. It is also the time when trapping success is high (Jefferies and Pendlebury 1968). The only type of study that could not be served by the DSB method in these circumstances is one that needs to know the maximum longevity of the old weasels.

[1] *Note added in proof.* A recent paper by Jensen, B. (1978): Resultater af fangst med kassefaelder (Natura Jutlandica 20, 129–136), mentions that, from sections of the canines of 48 weasels collected in Denmark, 35 could be classified as 0–1 year old, 8 as 1–2 years old, and 5 as 2–3 years old. This age-distribution agrees remarkably well with that given by the DSB method (Table 1). If Jensen's method can be calibrated against known-aged material from the wild, it could be used by workers who require accurate age-determination of adult weasels. The DSB method would then be most suitable for certain collections made with more simple aims and equipment, or when destruction of material by sectioning is for some reason undesirable.

### *5.2.3 Heterogenous collections*

Because the DSB method can be applied only within large, dated and homogeneous samples, collections which are small or of diverse geographical origin, or in which the date of death of each specimen is unknown, can be classified only by the suture method.

## 5.3 The problem of variability

All the age determination methods used here are based on the study of bone, a living material sensitive to numerous influences during its formation and constantly changing its substance even in the adult (Simkiss 1975). The amount of variation found in bone characters should therefore cause no surprise. The pattern of periosteal zonation in weasels is a particularly remarkable example of this sensitivity of bone structure to influences other than age.

Though the DSB method gave similar age structures for the three subsamples of weasels from Sussex, Northumberland and Wigtownshire, the counting of periosteal lines gave 3 different age structures, two of them highly improbable (Table 1). On theoretical grounds, the Wigtownshire population should be in danger of extinction, yet trapping on that estate is carried out all the year round and produces a regular crop of weasels. The most obvious differ-

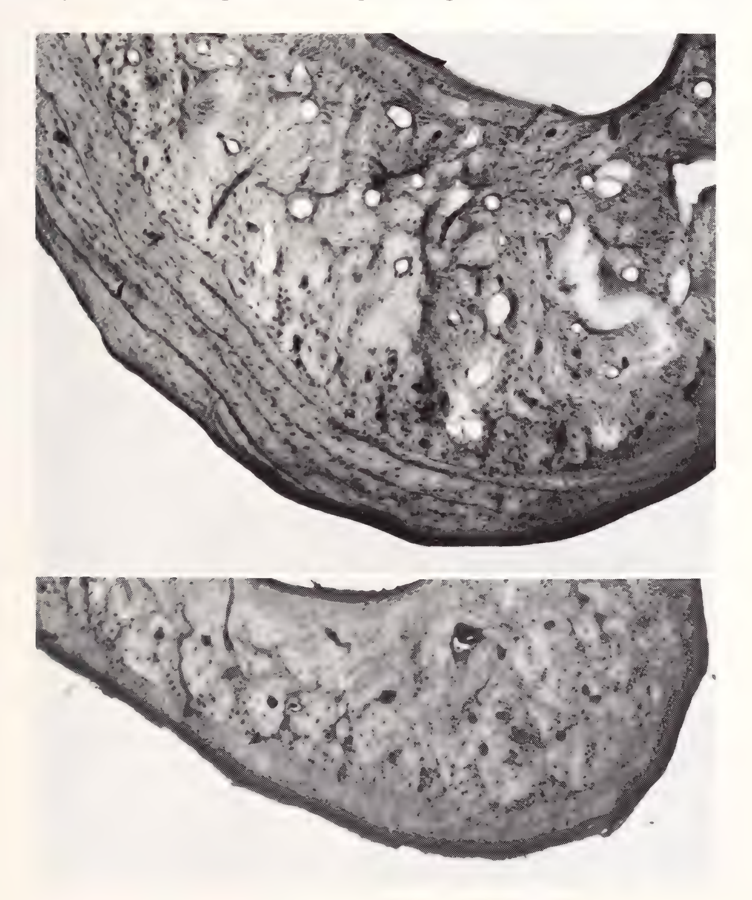


*Fig. 10.* Influence of body weight on the number of periosteal lines in the mandibles of weasels. *Above:* Male from Wigtownshire, weight 150 g. *Below:* Male from Sussex, weight 116 g. Both animals were estimated by the DSB method to have been killed in March of their second year. (Both × 54)

ence between the samples was in body weight. Regressions of the number of jaw lines against body weight and against DSB age were, as might be expected, both significant (weight, $r = 0.52$, $P < 0.001$, $n = 79$; age, $r = 0.49$, $P < 0.001$, $n = 79$): but $F = 1.10$ ($P > 0.05$), i.e., slightly more of the variation in number of jawlines could be explained in terms of body weight than in terms of DSB age (27.6% as opposed to 23.7%). Fig. 10 shows the jawlines in two weasels, which, according to DSB classification, were both killed in March of their second year. The one from Wigtownshire weighed 150 g and shows at least 4 lines plus a resorption line; the other, from Sussex, weighed 116 g and shows only a resorption line. (However, this explanation does not hold for females, in which there was less geographical variation in body weight and no tendency to associate higher body weights with more northerly sampling areas.) Periosteal lines are also known to be subject to reformation (KLEVEZAL' and KLEINENBERG 1967) and, as pointed out by STEENKAMP (1975), do not necessarily give chronological age, and so should be related as far as possible to other criteria. The example of these weasels confirms these authors' warnings, and emphasises that we should remain cautious in using any kind of growth lines in weasels until they are shown to be annual.

The DSB method minimises the problem of variability by reducing as far as possible the choice of classes into which a specimen may fall. Classification is a two-stage process: first by date (month killed), and secondly by year-class. Since the date is known (if it is not, the method is not applicable) the first stage does not involve any choice: and as only two year-classes are required, the second stage involves a choice between only two possible classes, even though there are 24 classes in all. Variation in a character between adjacent months within the first year-class is often large in a growth series, but it is irrelevant; what is important is the variation in that character between year-classes in a given month of death. If two skulls have a year's difference in growth and development, the difference in shape is usually clear to the eye, when they are compared with each other and with an appropriate known-aged shape from Fig. 1. Though this method gives only two basic year-classes, it is enough for most purposes in the weasel, a short-lived animal in which more than half the specimens are in their first year. However, for population analysis they must be year-classes, because otherwise differences in the date of collection of, say, two samples from the same cohort can greatly affect the age-ratios found (for an example, see Table 3, and also KING 1977). Separation of the old weasels from the adults is an optional third stage.

The reduction of choices does not, however, dispose of the need for known-aged material, so the DSB method cannot be applied to other *Mustela* spp. unaided. It was tried on a large collection of stoats from New Zealand (KING unpubl.) but the young could not be reliably distinguished past 5 months of age, when they no longer formed a distinct group. Classification could still be made past this age, but because of the great variability in the skulls of *Mustela* spp., the lack of known-aged material to refer to made the groupings rapidly more and more arbitrary (as measured by the extent of disagreement between observers). However, for the summer months the method was quite satisfactory.

The problems of age determination in small mustelids were aptly summarised by HALL (1951) "... the skulls of weasels offer fewer features for estimating age than do those of most mammals ... More reliance on shape of entire skull and less reliance on extent and shape of any individual bone is necessary in estimating the age of a weasel". The "shape" of young and adult skulls is easily recognised as different, but "shape" is not easily classified with rigorous consistency. The method described here is a start, but is not ideal, partly because the material is so variable and partly because the method itself is not entirely quantifiable or objective. Rather than despair (which one is frequently tempted to do in age-determination work) I think it is better simply to take one step at a time. If the best available method will give only a first approximation, that is at least better than one which, like periosteal lines, is precise but inaccurate, or else nothing at all. Age determination is a means, not an end in itself.

For example, in taxonomy, it is valuable to be able to distinguish and discard the skulls of

young animals when listing the characteristics of a species. The taxonomy of weasels has been confused in the past by the use of criteria such as the degree of development of the post-orbital constriction, and sagittal crest, which are greatly affected by age and body size. Several works (reviewed in BEAUCOURNU and GRULICH 1968) assert the existence of a separate, smaller species of weasel in Europe, *Mustela minuta* Pomel, defined in such terms (among others), and descriptions of museum collections are almost never adequately controlled for variation with age. Or, an evironmental manager may have to make a decision, or to make a survey of his area prior to making a decision, which cannot wait indefinitely while a perfect method of age determination is developed. From his point of view it may be enough to have a method which is reasonably correct within its limits, and to know what methods to avoid. More work is needed to find a method equally accurate at all times of year: in the meantime, the DSB method can be used with caution to give a first estimate of the structure of weasel populations (KING 1980).

**Acknowledgements**

I am indebted to Dr. FRITZ FRANK for permission to examine his unique set of known-aged weasel skulls. To him I respectfully dedicate this paper.

I also thank Dr. J. D. LOCKIE, for the loan of unpublished photographs showing progressive wear of the canine teeth of weasels from his Scottish study areas; Dr. D. G. DAWSON, for much help with statistics; Dr. G. TWIGG, for cleaning the femurs; Mr. P. DONOVAN, for the sketches of weasel skulls; Drs B. M. FITZGERALD and M. R. RUDGE, for helpful criticism of the manuscript; and Mr. M. G. EFFORD, for organising the trial of the DSB method on New Zealand stoats.

The work was done at the Animal Ecology Research Group, Oxford, with a grant from the Natural Environment Research Council and under the supervision of Dr. H. N. SOUTHERN.

**Zusammenfassung**

*Altersbestimmung beim Mauswiesel (Mustela nivalis) in Beziehung zur Schädelentwicklung*

Es werden mehrere Methoden zur Altersbestimmung beim Mauswiesel überprüft. Die große Variabilität britischer Mauswiesel in Körpergröße und Alter bei Erreichen der Geschlechtsreife erschwert eine Altersgruppierung. Das einzig objektive Kriterium ist das chronologische Alter, obwohl derartig definierte Gruppen ebenfalls sehr heterogen sind. An Hand von Untersuchungen an 44 Schädeln mit bekanntem Alter wurde eine Methode zur Bestimmung des Alters entwickelt. Von einem festen Geburtszeitpunkt aller Wiesel am 1. Juni ausgehend, kann das Material zunächst an Hand des Fangmonats und im weiteren aus einer Kombination von mehreren Merkmalen (in erster Linie postorbitale Einschnürung des Schädels) in Gruppen einjähriger und zweijähriger Tiere eingeordnet werden. Ältere Individuen unbekannten Alters können – falls erforderlich – von zweijährigen an dem Abnutzungsgrad der Reißzähne unterschieden werden. Die Ergebnisse aus dieser Methode (nach den drei wichtigsten Bestimmungskriterien ,,Date-Skull-Baculum (DSB)-Verfahren" genannt) werden mit denen verglichen, welche sich bei Anwendung anderer Bestimmungsmethoden ergeben. Welche Methode die geeignetste ist, hängt von der Größe und dem Fangdatum der Stichprobe ab. Für große Stichproben aus einem Gebiet zeigt sich, wenn sie hauptsächlich im Sommer oder Herbst eingefangen wurden, die DSB-Methode als befriedigend; für kleine oder heterogene Proben ist die Suturen-Methode die beste.

**References**

ANDERSON, E. (1970): Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae). Acta Zool. Fennica **130**, 1–132.

BEAUCOURNU, J. C.; GRULICH, I. (1968): A propos de la belette de Corse. Mammalia **32**, 341–371.

BARBU, P. (1968): Systematique et écologie de la belette *Mustela nivalis* L., provenant de quelques forêts des districts d'Ilfov et de Prahova-Roumania. Travaux du Museum d'histoire naturelle "Grigore Antipa" **8**, 991–1002.

BELL, G. H. (1956): Bone as a mechanical engineering problem. In: The biochemistry and physiology of bone. Ed. by G. H. BOURNE pp. 27–52. New York: Academic Press.

BOISE, C. M. (1975): Skull measurements as criteria for ageing fishers. N. Y. Fish and Game J. **22**, 32–37.

BREE, P. J. H. VAN; JENSEN, B.; KLEIJN, L. K. J. (1966): Skull dimensions and the length-weight relation of the baculum as age indications in the common otter. Danish Review of Game Biology **4**, 97–104.

BUCHALCZYK, T.; RUPRECHT, A. L. (1977): Skull variability of *Mustela putorius* Linnaeus 1758. Acta Theriol. **22**, 87–120.

Chaine, J. (1926): L'os penien: etude descriptive et comparative. Actes. Soc. Linn. de Bordeaux **78**, 5–195.

Corbet, G. B.; Southern, H. N. (eds.) (1977): The Handbook of British Mammals, 2nd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Dagg, D. I.; Leach, D.; Sumner-Smith, G. (1975): Fusion of the distal femoral epiphysis in male and female marten and fisher. Can. J. Zool. **53**, 1514–1518.

Deanesly, R. (1944): The reproductive cycle of the female weasel (*Mustela nivalis*). Proc. Zool. Soc. (Lond.) **114**, 339–349.

Didier, R. (1947): Etude systematique de l'os penien des Mammiferes: Carnivores. Famille des Mustelides. Mammalia **11**, 30–43.

Elder, W. H. (1951): The baculum as an age criterion in mink. J. Mammalogy **32**, 43–50.

Fog, M. (1969): Studies on the weasel (*Mustela nivalis*) and the stoat (*Mustela erminea*) in Denmark. Danish Review of Game Biology **6**, 1–14.

Greer, K. R. (1957): Some osteological characters of known-age ranch minks. J. Mammalogy **38**, 319–330.

Hall, E. R. (1951): American weasels. Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist. Publ. **4**, 1–466.

Hamilton, W. J. (1933): The weasels of New York. Amer. Midl. Nat. **14**, 289–344.

Hansson, I. (1968): Cranial helminth parasites in species of Mustelidae. I. Frequency and damage in fresh mustelids from Sweden. Oikos **19**, 217–233.

— (1970): Cranial helminth parasites in species of Mustelidae. II. Regional frequencies of damage in preserved crania from Denmark, Finland, Sweden, Greenland and the NE of Canada compared with the helminth invasion in fresh mustelid skulls from Sweden. Ark. Zool. **22**, 571–594.

Heidt, G. A. (1970): The least weasel, *Mustela nivalis* L; Developmental biology in comparison with other North American *Mustela*. Mich. State Univ., Publ. Mus. (Biol. Ser.) **4**, 227–282.

Hensel, R. (1881): Craniologische Studien. Nova Acta d. Ksl. Leop-Carol. Deut. Akad. d. Nat. **42**, 127–195.

Hill, M. (1939): The reproductive cycle of the male weasel (*Mustela nivalis*). Proc. Zool. Soc. Lond. (Ser. B.) **109**, 481–512.

Jefferies, D. J.; Pendlebury, J. B. (1968): Population fluctuations of stoats, weasels and hedgehogs in recent years. J. Zool. Lond. **156**, 513–517.

King, C. M. (1975): The home range of the weasel (*Mustela nivalis*) in an English woodland. J. Anim. Ecol. **44**, 639–658.

— (1977): The effects of the nematode parasite *Skrjabingylus nasicola* on British weasels (*Mustela nivalis*). J. Zool. Lond. **182**, 225–249.

— (1980): The population biology of the weasel (*Mustela nivalis*) on British game estates. Holarctic Ecol. **3**.

King, C. M.; Edgar, R. L. (1977): Techniques for trapping and tracking stoats (*Mustela erminea*); a review, and a new system. N. Z. J. Zool. **4**, 193–212.

Klebanova, E. A.; Klevezal', G. A. (1966): Stratification of the periosteal zone of long bones as a criterion for determining the age of mammals. Transl. by British Lending Library, Boston Spa, Yorks, Translation number RTS 3647. Zool. Zh. **45**, 406–413.

Klevezal', G. A.; Kleinenberg, S. E. (1967): Age determination of mammals by layered structure in teeth and bone. Transl. by Fisheries Research Board of Canada. Ed. by D. E. Sergeant. Translation series No. 1024. Akad. Nauk, SSSR, Inst. Morfologii: publ. by Izdatel'stvo "Nauka", Moscow. pp. 144.

Leach, D. H.; Hall, B. K.; Dagg, A. I.: Aging marten and fisher by development of the suprafabellar tubercle. Can. J. Zool. (in press).

Lechleitner, R. R. (1954): Age criteria in mink, *Mustela vison*. J. Mammalogy **35**, 496–503.

Lockie, J. D. (1966): Territory in small carnivores. Symp. Zool. Soc. Lond. **18**, 143–165.

Mal'dzhyunaite, S. A. (1957): Age determination and age structure of pine martens in Lithuania. In: Biology of Mustelids: some Soviet research. Ed by C. M. King. pp. 132–144. Boston Spa: British Lending Library 1975.

Mazak, V. (1963): Eruption of permanent dentition in the genera *Mustela* Linnaeus 1758, and *Putorius* Cuvier 1817, with a note on the genus *Martes* Pinel 1792 (Mammalia, Mustelidae). Vest. Cesk. spol. Zool. **27**, 328–334.

Morris, P. A. (1972): A review of mammalian age determination methods. Mam. Rev. **2**, 69–104.

Otero, J. G.; Dapson, R. W. (1972): Procedures in the biochemical estimation of age of vertebrates. Res. Popul. Ecol. **13**, 152–160.

Pelton, M. R. (1970): Effects of freezing on weights of cottontail lenses. J. Wildl. Mgmt. **34**, 205–207.

Petrov, O. V. (1956): Sexual dimorphism in the skull of *Mustela erminea* L. In: Biology of Mustelids: some Soviet research. Ed. by C. M. King. pp. 55–78. Boston Spa: British Lending Library 1975.

Pohl, L. (1909): Ueber das Os Penis der Musteliden. Jena Z. Nat. Wissenschaft **45**, 381–394.

— (1910): Wieselstudien. Zool. Beobacht. **51**, 234–241.

Popov, V. A. (1943): A new age index in Mustelinae. C. R. Acad. Sci. URSS **38**, 258–268.

Pucek, Z.; Lowe, V. P. W. (1975): Age criteria in small mammals. In: Small Mammals: their productiv-

ity and population dynamics. Ed. by F. B. GOLLEY, K. PETRUSEWICZ and L. RYSZKOWSKI. pp. 55–72. Cambridge: Cambridge University Press.
REINWALDT, E. (1959): Bemerkungen zur Entwicklung und zur taxonomischen Bewertung der Crista sagittalis bei Musteliden. Z. Säugetierkunde **24**, 46–53.
SERGEANT, D. E. (1967): Age determination of land mammals from annuli. Z. Säugetierkunde **32**, 297–300.
SIMKISS, K. (1975): Bone and biomineralisation. Institute of Biology, Studies in Biology **53**, 1–60. London: Edward Arnold.
SOEST, R. W. M. VAN; BREE, P. J. H. VAN (1970): Sex and age composition of a stoat population (*Mustela erminea* Linnaeus 1758) from a coastal dune region of the Netherlands. Beaufortia **17**, 51–77.
SPINAGE, C. A. (1973): A review of the age determination of mammals by means of teeth, with especial reference to Africa. E. Af. Wildl. J. **11**, 165–187.
STEARNS, S. C. (1977): The evolution of life-history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. **8**, 145–171.
STEENKAMP, J. D. G. (1975): Guidelines to the use of dental histology in wildlife research. J. Sth. Af. Wildl. Mgmt. Ass. **5**, 89–94.
STROGANOV, S. U. (1937): A method of age determination and an analysis of the age structures of ermine populations (*Mustela erminea* L.) In: Biology of mustelids: some Soviet research. Vol. 2. Ed. by C. M. KING. Wellington, New Zealand: Department of Scientific and Industrial Research. (in press).
STUBBE, M. (1969): Populationsbiologische Untersuchungen an *Mustela* – Arten. Hercynia **6**, 306–318.
VERSHININ, A. A. (1972): The biology and trapping of the ermine in Kamchatka. In: The Biology of Mustelids: some Soviet research. Vol. 2. Ed. by C. M. KING. Wellington, New Zealand: Department of Scientific and Industrial Research. (in press).
WALKER, D. R. G. (1972): Observations on a collection of weasels (*Mustela nivalis*) from estates in southwest Hertfordshire. J. Zool. Lond. **166**, 474–480.
WALTON, K. C. (1968): The baculum as an age indicator in the polecat *Putorius putorius*. J. Zool. Lond. **156**, 533–536.
WRIGHT, P. L. (1947): The sexual cycle of the male long-tailed weasel (*Mustela frenata*). J. Mammalogy **28**, 343–352.
— (1950): Development of the baculum of the long-tailed weasel. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. N. Y. **75**, 820–822.

*Author's address:* Dr. CAROLYN M. KING, 3 Waerenga Road, Eastbourne, New Zealand

# Etude des populations de buffles Syncerus caffer (Sparrman) du Parc National de l'Akagera (Rwanda)

## II. Organisation et adaptation au milieu

Par NICOLE MONFORT

*Laboratoire d'Ethologie, Institut de Zoologie, Université de Liège*

*Reception du Ms. 30. 7. 1979*

### Abstract

*A study of buffalo Syncerus caffer (Sparrman) populations in Akagera National Park (Rwanda). II. Social organization and ecological adaptations*

Studied social grouping of buffalo in the Akagera National Park and the Mutara Hunting Reserve. Buffalo populations in the North and South live under environmental conditions differenciated by topography, climate, variety and distribution of plant and animal communities and the quantity, quality and

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4503-0173 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 173–188
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

spatio-temporal distribution of resources. This results in a flexibility in pattern of social organization and in systems to exploit pastureland.

The home range of stable herd extends over 35–40 $km^2$ in the North as opposed to 50–60 $km^2$ in the South where the terrain is more broken, dry and wooded. Overlapping portions of different ranges are particularly exploited during the dry season in the North and the rainy season in the South.

The herds, though stable for years, split up periodically into smaller groups. The degree, frequency and duration of these divisions are more pronounced in the South than in the North. In the latter region, the herds average 200–300 and split-up generally into two. The frequency of sub-herds with less than 50 individuals (resulting from multiple sub-divisions) is 11,2%. In the South, herds average 300–400 individuals but split-up into a greater number of sub-groups. The frequency of the herds with less than 50 averages 21%, rising to 30,1–50% in the most arid and wooded areas of the extreme South.

The frequent division into smaller sub-herds favours the maintenance of family bonds and the formation of clans or durable clan groupings. These behaviour traits permit these gregarious animals to adapt their system of ressource exploitation to environmental conditions: exploitation in large groups by rotation in the North and more continual through extensive exploitation by smaller groups in the South. Seasonal movements are regular though not very marked in the North whereas they are altitudinal and more dependent on local rainfall in the South.

Single males form groups averaging 4 individuals but a significant proportion (30%) lives in groups of more than 10 individuals.

## Introduction

Les buffles vivent dans des troupeaux mixtes composés de mâles et de femelles de toutes les classes d'âge. Les relations entre les membres d'un troupeau sont gouvernées par une hiérarchie de rang. Celle-ci est basée sur le sexe et l'âge mais, à l'intérieur d'une même classe d'âge, d'autres facteurs entrent en jeu (Grimsdell 1969; Sinclair 1974; Leuthold 1977).

Une partie des mâles adultes quittent les troupeaux ou en sont exclus et mènent une vie, soit solitaire, soit en petits groupes. Grimsdell (1969) et Sinclair (1974) ont montré que chaque troupeau dispose d'un domaine vital bien défini. Il n'y a pas d'intolérance territoriale chez les buffles et les domaines de troupeaux voisins peuvent se superposer.

Les membres d'un troupeau qui partagent le même domaine vital ne restent cependant pas unis continuellement en un seul groupe mais peuvent se scinder momentanément en deux ou plusieurs hardes qui se déplacent et utilisent le domaine vital de manière indépendante.

Le but de cet article est d'étudier les facteurs d'environnement et les facteurs sociaux qui jouent un rôle dans la fragmentation des troupeaux.

## Le Milieu

Le milieu a déjà été décrit dans la première partie de cette étude (Monfort 1979).

Rappelons brièvement que trois régions peuvent se distinguer et que chacune d'elle impose certaines contraintes aux populations de buffles.

Dans le nord, pendant les pluies, les buffles restent écologiquement séparés des grandes concentrations de topis (*Damaliscus korrigum*) et de zèbres (*Equus burchelli*) qui tondent le tapis de graminées.

Les effets de la saison sèche, entre les mois de juin et de septembre, sont atténués par une repousse très rapide de la végétation après les feux de brousse annuels.

Dans l'est, région bordée d'immenses marais et de lacs, les ressources en eau sont inépuisables mais la qualité des pâturages est moins bonne en aison d'un climat plus aride. Les hippopotames (*Hippopotamus amphibius*) qui exploitent intensivement les riches prairies à *Cynodon dactylon* peuvent concurrencer les buffles, en particulier lors des années déficitaires en pluies.

Dans le centre et le sud, les buffles dominent nettement par leur biomasse l'ensemble de tous les autres herbivores.

L'immigration, à certaines périodes, d'une partie de la sous-population du bord des lacs, peut entrainer des risques de compétition intraspécifique.

## Les Methodes

De juin 1974 à octobre 1976, nous avons parcouru une fois par mois, en Land Rover, deux itinéraires échantillons totalisant ensemble 234 km et traversant les principaux types d'habitats. Tous les troupeaux de buffles et les groupes de mâles rencontrés sur les itinéraires étaient localisés sur une carte et, dans la mesure du possible, dénombrés. Un certain nombre d'individus marqués naturellement (cornes abîmées ou de forme spéciale, cicatrices etc. . . .) ont été repérés et suivis regulièrement. Ils nous permettaient d'identifier les troupeaux et de recueillir des renseignements utiles sur les déplacements.

En septembre 1976, nous avons effectué un recensement complet de la population de buffles par avion. Tous les troupeaux ont été localisés, photographiés et dénombrés, par projection du négatif noir et blanc.

Pour l'étude du comportement social, nous observions les troupeaux, à l'aide de jumelles 7 × 50, à partir de promontoires ou de caches naturelles de manière à ne pas déranger les animaux. Les périodes d'observation étaient variables de $^1/_2$ heure à 12 heures consécutives.

A ces travaux centrés sur les populations de buffles, s'ajoutent de nombreuses observations recueillies entre juillet 1968 et septembre 1970 à l'occasion d'études sur l'ensemble da la faune des ongulés du Parc.

## Resultats

### Les Troupeaux

#### *1. Le domaine vital*

Le domaine vital est une surface sur laquelle un animal ou un groupe circule pour y poursuivre ses activités de routine (Jewell 1966). Le domaine vital du buffle comprend tous les types d'habitats que le troupeau utilise au cours de l'année et comprend toutes les ressources nécessaires à sa survie.

Par son relief accidenté, le Parc de l'Akagera présente une grande variété d'habitats sur des surfaces relativement réduites. Bien que les troupeaux se distribuent à travers tout le parc, ils ne le font pas d'une manière uniforme et il existe des zones où ils tendent à se concentrer.

D'une manière générale, le nord-ouest, y compris le domaine de chasse (Mutara) et le centre-nord, se caractérisent par de grandes étendues peu accidentées, couvertes de communautés végétales assez homogènes. La dispersion des troupeaux y est assez régulière. Tout le long de la rivière Akagera, située à l'est du Parc et dans toute la partie sud, les paysages et les communautés végétales sont beaucoup plus variés. De nombreux sites tels que pentes rocailleuses et escarpées, ilots forestiers touffus, etc. . . . sont inaccessibles ou inutilisables. Cette situation entraine une distribution beaucoup plus irrégulière des troupeaux.

On trouve des zones de concentration des domaines vitaux:

- dans le nord-est, aux alentours du confluent de la vallée Karangaza avec l'Akagera (densité des buffles: 12,5/km$^2$).
- dans la partie centrale, sur les bords de la vallée de Twinsule et de ses expansions (densité des buffles: 13/km$^2$).
- dans le sud, autour du massif montagneux du mont Rwisirabo (densité des buffles: 13,5/km$^2$).

Ce sont des régions où les buffles trouvent à la fois des marécages avec leurs pâturages riverains, des replats herbeux sur les chaînes de collines et des voies d'accès aisées entre les différents niveaux des caténas.

La densité moyenne dans ces régions favorables est importante (environ 13/km$^2$) par rapport à la densité moyenne pour l'ensemble du Parc et du Domaine (environ 5/km$^2$ pour le nord et 2/km$^2$ pour le sud).

Là où les troupeaux sont plus concentrés, les domaines vitaux se superposent largement. La superposition des domaines implique que des pâturages sont partagés tandis que d'autres restent plus ou moins exclusifs à un seul troupeau (voir Sinclair 1974); Eltringham et Woodford 1973). A l'Akagera, ce sont les pâturages temporaires des collines et des hauts plateaux qui sont partagés en commun pendant la période de croissance des graminées. A ce

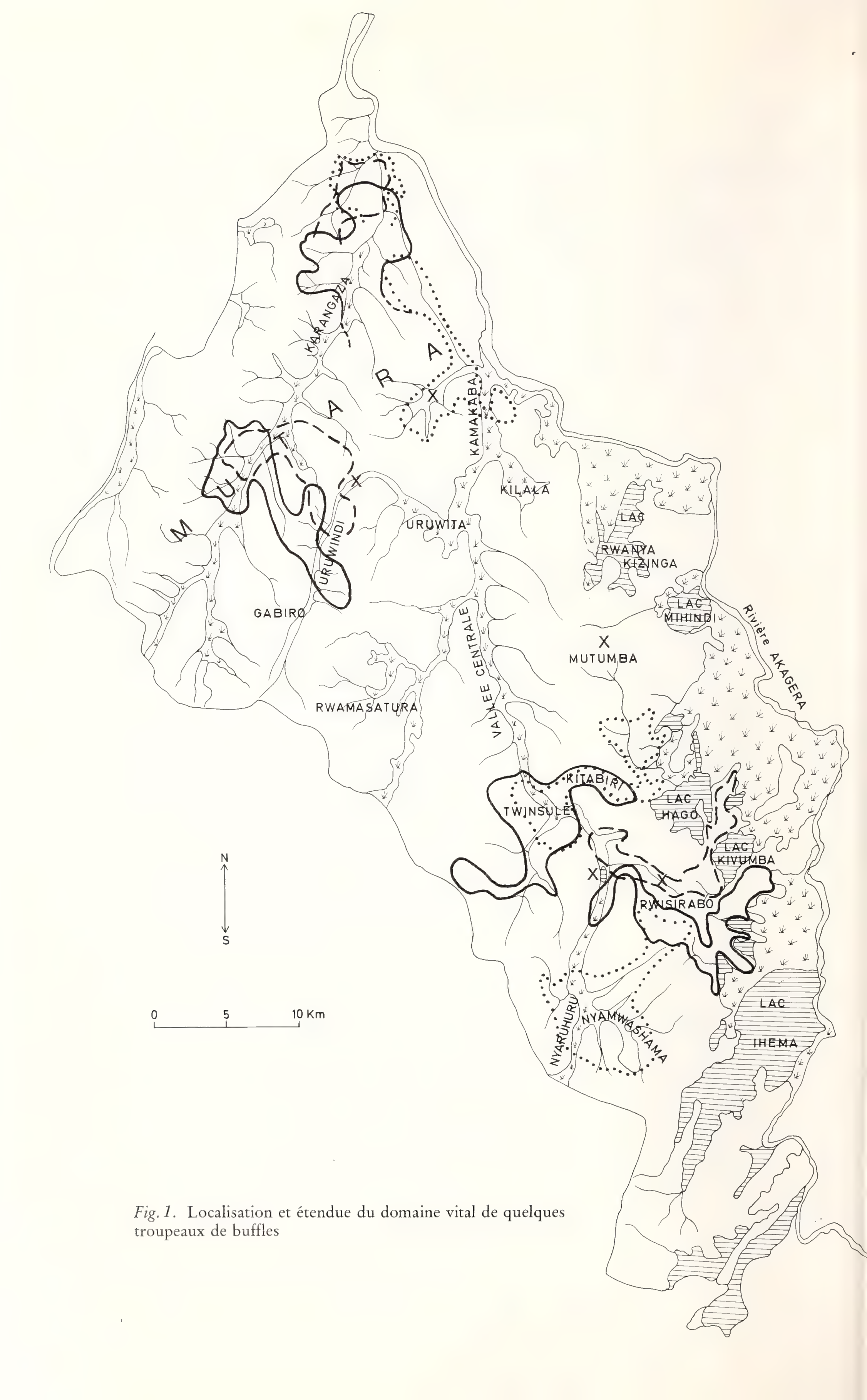



*Fig. 1.* Localisation et étendue du domaine vital de quelques troupeaux de buffles

moment, les buffles se montrent peu exigeants pour les espèces de plantes qu'ils broutent mais choisissent les pelouses qui ont atteint un certain niveau de croissance (Monfort 1979). La nourriture est abondante localement et la concurrence tant inter que intra-spécifique reste faible sinon inexistante. Cette période d'abondance commence tôt après les feux de brousse dans le Mutara, en pleine saison sèche. Elle commence plus tard, après le début des pluies dans les autres régions mais elle est de plus longue durée.

Ainsi, les troupeaux du nord exploitent surtout les parties communes du domaine vital en saison sèche tandis que ceux du sud les fréquentent surtout en saison des pluies.

La fig. 1 montre l'étendue du domaine vital de quelques troupeaux dans différentes régions du Parc. Le dessin des frontières a été établi en reliant ensemble les points les plus marginaux sur lesquels ces troupeaux connus ont été observés.

Le domaine vital s'étend sur une surface moyenne de 35 à 40 km$^2$ dans le nord et de 50 à 60 km$^2$ dans le sud.

En comparaison avec les résultats observés dans d'autres Parcs nationaux de l'Afrique de l'Est, le domaine vital moyen est plus grand au Parc de l'Akagera qu'au Ruwenzori NP en Uganda (Eltringham et Woodford 1973; Grimsdell 1969) où il est estimé à 10 km$^2$ mais plus petit qu'au PN Tsavo (50 à 85 km$^2$, Leuthold 1972) et au PN Serengeti (jusqu'à 450 km$^2$, Sinclair in Leuthold 1977)

## 2. *Importance des hardes*

L'importance des hardes est très variable. On peut rencontrer des groupes de moins de 50 individus et d'autres de plus de 1000. Le tableau 1 montre la proportion relative des hardes d'importance croissante recensées sur les itinéraires et lors du survol.

Ce tableau demande quelques explications. En effet, rappelons que les membres d'un troupeau qui partagent le même domaine vital ne restent pas continuellement unis en un seul groupe mais peuvent se scinder en deux ou plusieurs hardes secondaires qui se rejoignent à nouveau après un certain temps.

Les recensements systématiques terrestres et aériens qui ont pour objectif de déterminer l'importance des hardes comme ceux synthétisés dans le tableau 1 tiennent compte de ce phénomène et trois hardes qui comptent respectivement 150, 100 et 50 individus peuvent être trois sous-groupes temporairement isolés formés à partir d'un troupeau principal, socialement stable et qui compte 300 individus.

L'observation détaillée et prolongée des mouvements et des activités des troupeaux montre que la fréquence des petites hardes représente en fait les tendances plus ou moins poussées que montrent les troupeaux à se fragmenter.

### *Fréquence et degré de division des troupeaux*

Dans le nord, les hardes les plus nombreuses comptent de 100 à 150 individus (22,3% – tableau 1) et de 200 à 300 individus (27,7% – tableau 1). Ces relevés statistiques confirmés par les observations plus détaillées sur le terrain, laissent apparaître que le troupeau moyen, dans le nord du Parc, compte de 200 à 300 individus et qu'il tend, le plus souvent, à se diviser en deux.

Dans le sud et le sud-est, les troupeaux sont plus importants (fréquences élevées pour les hardes de 300–400 avec 22,3% au lac Ihéma) mais ils se divisent plus souvent et en un plus grand nombre de sous-groupes (fréquences élevées pour les hardes de moins de 50).

Dans la région de Nyaruhuru-Nyamwashama, dans le sud, un troupeau comprenait, entre 1974 et 1976, de 275 à 300 individus. Sur 73 observations, le troupeau a été vu 12 fois uni en un seul groupe (soit dans 16% des cas); les autres fois, il était divisé en deux ou plusieurs sous-groupes séparés par des distances plus ou moins grandes (voir plus loin).

*Tableau 1*

**Fréquence relative des hardes de diverses importances**

| Nombre d' individus | Recencements terrestres | Recencements aériens | Nord total | Sud total | Région de Nyaruhuru | Région du lac Ihema | Montagnes Région Hauts plateaux |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1–50 | 22,2% | 17,4% | 11,2% | 21 % | 30,1% | 50 % | 7,1% |
| 50–100 | 17,8% | 21,7% | 5,6% | 24 % | 16,1% | 16,7% | 21,4% |
| 100–150 | 16,9% | 17,4% | 22,3% | 18,7% | 23 % | – | 28,6% |
| 150–200 | 13,8% | 10,8% | 16,6% | 10,4% | 12 % | 5,5% | 7,1% |
| 200–300 | 15,1% | 17,4% | 27,7% | 15,7% | 6,3% | 5,5% | 7,1% |
| 300–400 | 8 % | 13 % | – | 7,8% | 11,1% | 22,3% | 14,4% |
| + de 400 | 6,2% | 2,3% | 16,6% | 2,4% | 1,4% | – | 14,3% |
| Nombre moyen d'individus/ troupeau | 172 | 163 | | | | | |

*Variations de l'importance des hardes selon les régions*

Les différences qui apparaissent d'une région à l'autre dans le tableau 1 peuvent être mises en relation avec la quantité et la répartition annuelle des pluies et la structure et la dynamique des communautés végétales.

Trois isohyètes, 700, 800 et 900 mm, traversent le Parc et le Domaine de Chasse avec une orientation générale nord-est sud-ouest. On remarque une relation entre la quantité annuelle moyenne des pluies et la fréquence des hardes de faible importance (moins de 50 individus) (tableau 2).

Plus les habitats tendent à se boiser du nord-ouest au sud-est et plus la fréquence des petites hardes augmente. Celle-ci est moins importante dans la région de Nyaruhuru-Nyamwashama que dans la région du lac Ihéma bien que le climat et la structure générale de la végétation y soient semblables. Cette différence peut s'expliquer par la présence de prairies marécageuses dans la grande plaine inondable de Nyaruhuru qui compensent, en saison sèche, les effets de l'aridité du climat.

*Tableau 2*

**Relation entre la quantité annuelle des pluies et la fréquence des petites hardes**

| | Pluies annuelles moyennes en mm | Fréquence des hardes de – de 50 individus |
|---|---|---|
| Nord du Parc | 800–900 mm | 11,1% |
| Sud du Parc | 700–800 mm | 21 % |
| Région de Nyaruhuru(sud) | 650 mm | 30,1% |
| Région du lac Ihema(sud-est) | 650 mm | 50 % |

*Variations de l'importance des hardes avec les saisons*

La situation, en saison sèche dans la partie sud du Parc ressemble à celle décrite par Vesey-Fitzgerald (1969, 1974) pour les Parcs du Lac Manyara et Arusha en Tanzanie. Les troupeaux tendent à se concentrer sur les pâturages de décrue et les marais accessibles des vallées intérieures. La population locale s'accroit d'une partie des troupeaux du bord des lacs qui traversent les chaînes de montagne (Monfort 1979).

Dans le nord, ce sont les petites herbes vertes qui repoussent précocement après les feux sur les flancs des collines qui attirent les troupeaux. Les hardes de plus de 400 individus qui

apparaissent avec une fréquence assez élevée dans le tableau 1 (16% des cas), se rencontrent essentiellement en cette saison sur les prairies herbeuses du Mutara.

C'est entre les mois de juin et de septembre, pendant la longue saison sèche et en février, à la fin de la petite saison sèche que des regroupements temporaires de plusieurs troupeaux sont le plus fréquent. Durant ces périodes, on peut rencontrer des rassemblements de plus de 1000 buffles dans les vallées du sud ou sur les voies de passage vers les hauts plateaux, 1500 et plus dans la longue vallée centrale orientée nord-sud, 600 dans les vallées du centre nord, 800 à 1000 près de Gabiro et près de 2000 dans le nord du Mutara.

Contrairement à ce qui se passe dans le P. N. Serengeti (Sinclair 1974) les troupeaux se concentrent en saison sèche et se dispersent en saison de pluies comme le montre le tableau 3 pour le troupeau de Nyaruhuru. La fréquence des petites hardes, pour une région, diminue ainsi en saison sèche.

*Mouvements journaliers des hardes*

Plus la harde est importante et plus les pâturages qu'elle utilise sont affectés par le broutement, le piétinement et les bouses. Les buffles exercent des pressions sur la végétation qu'ils réduisent par des déplacements continuels. L'amplitude journalière de ces mouvements est plus importante dans le nord où les troupeaux restent plus unis et beaucoup plus irrégulière dans le sud où les troupeaux tendent plus nettement à se diviser.

*Tableau 3*

**Variations saisonnières de l'importance des hardes**

(Région de Nyaruhuru)

| Nombre d'individus | Fréquence relative des hardes | |
|---|---|---|
| | Pour l'ensemble de l'année | Pour la saison sèche |
| 1–50 | 30,1% | 18,5% |
| 50–100 | 16,1% | 15,8% |
| 100–150 | 23 % | 28,9% |
| 150–200 | 12 % | 10,5% |
| 200–300 | 6,3% | 18,4% |
| 300–400 | 11,1% | 5,3% |
| + de 400 | 1,4% | 2,6% |

### 3. *Comportement social*

Bien qu'elles se divisent fréquemment, les hardes ne se regroupent pas au hasard mais reforment régulièrement des troupeaux principaux qui restent stables durant des années (voir aussi Sinclair 1974; Grimsdell 1969; Leuthold 1972, 1977). L'attachement que montrent les animaux à leur domaine vital ne suffit pas à expliquer la fidélité des individus à leur troupeau principal. Différents domaines se recoupent et des hardes secondaires ou sousgroupes appartenant à des troupeaux différents se rencontrent et se mélangent occasionnellement. Ces rencontres restent passagères et les hardes étrangères ne s'associent pas pour former des unités plus structurées et durables comme c'est la règle pour les hardes appartemant au même troupeau d'origine. Celui-ci semble donc relever de la tradition et sa stabilité suggère que des facteurs sociaux jouent un rôle important. Une question se pose: les buffles ou du moins certains d'entre eux sont-ils capables de se reconnaître individuellement?

La formation de groupes nucléaires stables composés initialement de proches parents (mère-fille-soeur) semble répandue chez beaucoup d'ongulés, comme l'ont montré ou sug-

géré plusieurs auteurs: DOUGLAS HAMILTON (1973) pour les éléphants (*Loxodonta africana*), KLINGEL (1967) pour les zèbres (*Equus burchelli*), GRUBB et JEWELL (1966) pour les moutons, DARLING (1937) pour les cerfs (*Cervus elaphus*), GOSLING (1969) pour les bubales (*Alcelaphus buselaphus*).

Pour les Bovinae SCHLOETH (1958), chez le taureau de Camargue (*Bos taurus*) et MARJORIBANKS-EGERTON (1962) chez le bison (*Bison bison*) ont montré que les proches parents se reconnaissent individuellement. Chez les Bovinae domestiques, HAFEZ et BOUISSOU (1975) signalent, dans les grands troupeaux , la formation de noyaux relativement permanents qui restent stables pour brouter, ruminer, se reposer. De tels groupes sont souvent formés d'individus élevés ensemble ou provenant de la même étable et l'expérience commune qu'ils ont eue auparavant semble jouer un rôle prépondérant.

Pour les buffles d'Afrique, SINCLAIR (1974), conclut de ses observations que les jeunes restent étroitement associés à leur mère jusqu'à l'âge de trois ans. Vers 3–4 ans, les jeunes taureaux commencent à se séparer de leur mère et forment ensemble des sous-groupes à l'intérieur des troupeaux. Les femelles forment avec leur mère des associations plus durables qui persistent peut-être durant toute la vie. SINCLAIR évoque l'existence possible de clans familiaux chez les buffles qui pourraient avoir, chacun, leur propre hiérarchie de rang.

Au Parc de l'Akagera, nous avons étudié, en particulier, le comportement social des membres d'un troupeau établi dans le sud du Parc. Ce troupeau dit "de Nyaruhuru" comprenait de 275 à 300 individus et était, le plus souvent, divisé en hardes secondaires.

Un certain nombre d'observations nous ont montré que ces subdivisions ne se font pas au hasard mais à partir de plusieurs types de groupements plus ou moins permanents.

*Groupements durables de familiers: les clans*

Les buffles, dans un troupeau tranquille, se groupent la plupart du temps en une série de petites formations qui se distinguent les unes des autres. Dans chacun des groupements, tous restent très solidaires. Ils avancent à la même allure, broutent côte à côte, se laissent dépasser ou bien distancent d'autres groupes, se couchent, se reposent et ruminent en même temps et au même endroit etc. ... Des jeux peuvent se déclencher et entrainer l'un de ces petits groupes mais sans affecter le comportement des autres. Ce sont des jeux d'ensemble où les partenaires se mettent soudain à courir, se poursuivent en cercles et en spirales, quelquefois s'engagent dans des simulacres de combats. Les vaches exhibent des comportements agressifs qui sont dirigés soit vers d'autres femelles accompagnées ou non de veaux, soit vers des adolescents et des subadultes mais jamais vers des taureaux adultes (voir aussi SINCLAIR 1974). Ces comportements de types agonistique et hiérarchique sont rarement dirigés vers un proche (22%) mais, plus fréquemment, vers un membre d'une autre petite formation qui passe ou qui tente de s'intercaler (78%).

Aux heures chaudes, l'activité générale se réduit et les buffles se couchent à l'ombre pour se reposer et ruminer.

Des grappes d'animaux se forment au pied des arbres. La dispersion et l'importance des grappes dépendent, bien sûr, du couvert végétal mais les groupes déjà formés, auparavant restent ensemble. Le passage d'une phase active à une phase de repos est l'occasion d'affrontements de types hiérarchiques. Certains animaux cherchent une place couchée à côté d'un compagnon bien précis et en écartent les autres. Il est fréquent de voir un buffle circuler autour d'une grappe de congénères déjà couchés puis, s'arrêter soudain: il se penche alors au-dessus d'un autre et lui présente les cornes. Cette attitude semble dissuader le second car il se lève et se déplace tandis que le premier se couche à sa place. Si la substitution tarde, le buffle qui refuse de se déplacer est repoussé par une pression des cornes parfois accompagnée de grognements. Lors de ces affrontements, il semble que l'odorat joue un rôle important.

Les petites formations comptent un nombre d'individus variables. Les plus petits clans comptent une douzaine d'individus, les plus importants 3 à 4 douzaines. En moyenne, un clan se compose de 30 à 36 individus.

Des visiteurs occassionnels accompagnent ces groupements stables.

*Exemple:* Une vache du troupeau de Nyaruhuru bien reconnaissable à son museau tacheté de blanc a été repérée six fois. A chaque observation, d'autres vaches reconnaissables, accompagnées de leurs veaux, se trouvaient dans son voisinage immédiat: l'une à la corne droite ébréchée et l'autre portant une cicatrice autour du cou. Dans la moitié des cas, deux taureaux accompagnaient le groupe: l'un, adulte, à la queue coupée et l'un, subadulte au casque particulier. La présence de ces deux mâles montre un degré d'association plus élévé que celui dû au simple hasard dans un troupeau de 300 individus.

Un individu isolé des membres de son clan manifeste des signes d'insécurité bien qu'il reste entouré d'autres congénères. Il s'active à rejoindre son groupe de familiers, abandonné momentanément, soit en courant, soit en circulant de l'un à l'autre et en usant, semble-t-il du sens de l'odorat. Un jeune isolé de sa mère reste immobile et pousse des cris de détresse. Ceux-ci provoquent des réactions chez les membres de son groupe qui s'arrêtent, cherchent et attendent le petit. Certains d'entre eux, pas toujours la mère, peuvent venir auprès du jeune abandonné, le sentir et le toucher du museau et le reconduire vers son groupe. Ces observations suggèrent que les buffles sont capables de se reconnaître individuellement par l'odorat et l'ouie, peut-être aussi par la vue, mais ceci reste difficile à prouver.

*Groupements de clans*

Les buffles ont un comportement allélomimétique très prononcé. L'ensemble montre une nette tendance à suivre et imiter les changements d'activité qui sont, au départ, initiés par 1 ou 2 individus. Il en résulte une synchronisation particulièrement poussée lors des alertes.

Cependant, des hardes secondaires regroupées en un seul troupeau, se singularisent l'une de l'autre en ayant, côte à côte, des activités différentes: brouter, marcher, se reposer et rumi-

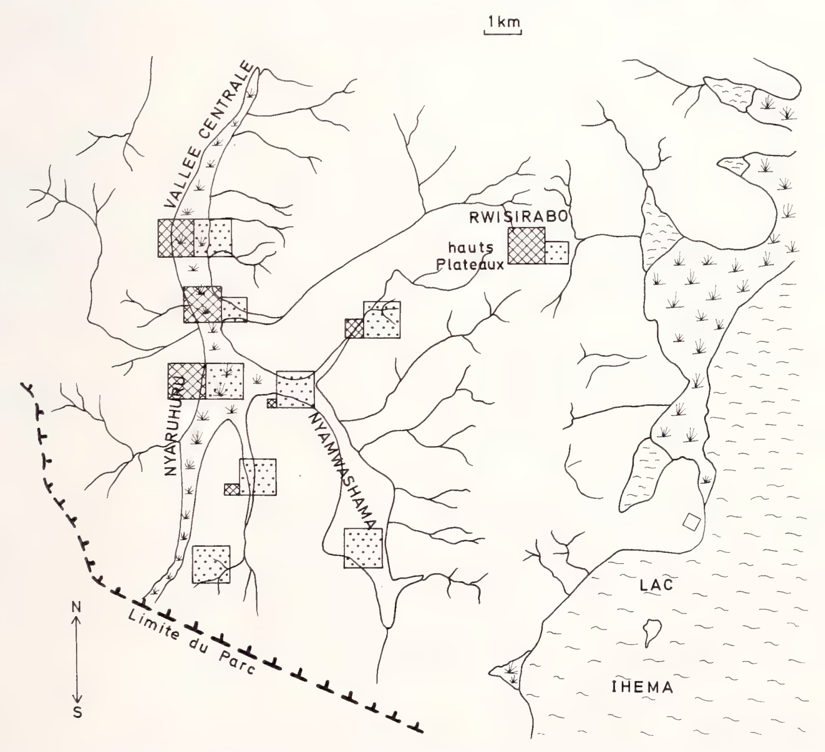



*Fig. 2.* Fréquence relative d'apparition du tropeau de Nayruhuru, pour chacun des différents sites du domaine vital ▩ uni en 1 seul groupe; ⬚ divisé

ner, etc. . . . L'une et l'autre peuvent prendre des directions différentes et des changements d'activité peuvent aussi se propager de l'une à l'autre avec un décalage de temps.

Dans un grand troupeau, on peut voir ainsi, à un moment donné, plusieurs «guides» qui entraînent chacun une partie du troupeau. Cette désynchronisation des activités et des mouvements est une première ébauche qui conduit à la division en hardes secondaires plus petites.

L'observation prolongée et régulière du troupeau montre que:
1. Le nombre et l'importance des hardes secondaires principales qui s'ébauchent ou se séparent réellement restent constants.
2. Chacune de ces hardes secondaires principales se compose toujours des mêmes clans qui montrent ensemble une fidélité dans leurs habitudes et déplacements communs. Ces clans sont accompagnés de mâles subadultes et adultes plus mobiles.

Ainsi pour le troupeau de Nyaruhuru, la fig. 2 montre que celui-ci se rassemble de préférence dans des sites particuliers: sur les hauts plateaux, sur les chemins de transhumance qui y conduisent et autour d'une zone marécageuse, dans la plaine, qui constitue le principal refuge de saison sèche.

Il se divise en trois hardes secondaires principales:
- Une harde de 50 individus environ (dénombrée 13×) qui fréquente la plus large plaine du domaine vital.
- Une harde de 100 individus environ (dénombrée 18×), la plus mobile qui circule dans les étroites vallées latérales et fréquente les replas des collines basses.
- Une harde de 150 individus environ (dénombrée 15×) qui reste la plus attachée à la zone marécageuse du domaine vital.

Les femelles adultes connues ont toujours été repérées dans une seule des hardes secondaires citées ci-dessus lorsqu'elles n'étaient pas dans le troupeau au complet ou dans un clan isolé. Ainsi, la vache au museau tacheté du premier exemple a été repérée: 4 fois dans la harde secondaire de 100 individus – 1 fois dans un clan isolé – 3 fois dans le troupeau au complet.

### *Groupements ou équipes de mâles*

Dans le troupeau le mieux étudié, celui de Nyaruhuru, nous avons distingué quatre équipes stables de mâles adultes: un groupe de 2, un groupe de 3 et deux groupes de 4. Les taureaux impliqués dans chacune de ces associations semblent unis par des liens «amicaux». Le degré de coordination de leurs activités reste toujours très poussé. Ils broutent ensemble, se déplacent ensemble, se couchent côte à côte, prennent ensemble des bains de boue. De temps en temps, ils s'engagent dans des activités de type ludique comparables à celles des clans: courses au petit galop, cercles, simulacres de combats.

Un de ces groupes, formé de 4 mâles, restait isolé du troupeau des heures durant. Nous les avons vus à plusieurs reprises couchés très à l'écart ou suivant le reste du troupeau à plusieurs centaines de mètres. Cette émancipation semble un premier pas vers un mode de vie «célibataire».

Ces groupements durables chez les taureaux, observés dans les troupeaux mais aussi chez les mâles célibataires peuvent se former vers l'âge de 3–4 ans lorsque les jeunes mâles quittent leur mère et tendent à s'assembler. En remplacement des liens familiaux, des liens «amicaux» se forment qui peuvent persister longtemps, jusqu'à la sénilité chez des animaux de même âge, de même condition physique, de mêmes besoins physiologiques, d'un tempérament et d'un rang social égal. Pour prouver réellement l'existence de telles équipes, il reste indispensable de suivre des individus connus durant de nombreuses années.

### *Les mâles dominants*

Contrairement aux taureaux de rang inférieur qui forment volontiers des équipes, les mâles qui occupent les premiers rangs dans la hiérarchie tendent nettement à rester séparés les

uns des autres dans un même troupeau. Dispersés les uns par rapport aux autres, ils restent étroitement associés à des femelles et des jeunes mais les autres mâles adultes les évitent.

On voit parfois un taureau de rang élevé se déplacer rapidement le long du troupeau et rejoindre un autre de même statut. Des comportements de menace et d'intimidation se produisent alors: Presentations des cornes, presentations laterales, cercles. Une seule fois, nous avons assisté à un combat violent avec chocs des cornes. Ces affrontements se terminent par la séparation des adversaires qui rejoignent chacun leur «sphère» dans le troupeau, sans être poursuivis. Quelques mâles dominants semblent donc contrôler une partie du troupeau. Grimsdell (1969) dans une harde relativement peu importante a pu établir une hiérarchie linéaire impliquant 15 mâles adultes. Ceux qui occupaient les rangs les plus élevés restaient le plus étroitement associés aux femelles et réussissaient la plupart des accouplements. Cette suprématie de l'activité reproductive des dominants n'est pas établie avec certitude dans nos régions où les troupeaux se divisent fréquemment en hardes secondaires. En effet, lors des subdivisions, les taureaux se séparent aussi. Il arrive que des mâles de rang inférieur à la caste des dominants se retrouvent sans concurrents sérieux dans un groupe mixte. Dès lors, ils ont accès à des privilèges auxquels ils n'auraient pas droit dans le troupeau au complet et en particulier celui de se reproduire.

L'on peut donc penser que plus les troupeaux tendent à se diviser et plus le nombre de mâles qui transmettent leurs gènes est grand. Un des comportements typiques des mâles de haut rang est de se déplacer à contre-courant de la direction générale de la harde. Ce comportement fréquent lors d'une alerte (par exemple le passage d'un véhicule automobile ou d'un avion) a pour effet d'accélérer l'allure des femelles et des jeunes et de regrouper les petites formations qui se sont isolées. Les mâles dominants accélèrent également les changements collectifs d'une activité pour une autre. Ils semblent jouer un certain rôle dans l'organisation, la protection et la cohésion de la harde. De telles interactions sont comparables aux activités des mâles territoriaux chez beaucoup d'antilopes grégaires qui regroupent les femelles en s'approchant de l'une puis de l'autre.

Sinclair (1974) a montré que les mâles juvéniles et subadultes sont tolérés par les dominants pour autant qu'ils se montrent soumis. Ils évitent cependant activement le voisinage de ces derniers. Nous avons remarqué une curieuse exception dans le troupeau de Nyaruhuru. Un des mâles dominants restait étroitement associé à un taurillon de 3 ans environ. Celui-ci était non seulement toléré dans le sillage immédiat du dominant mais il avait aussi accès à des privilèges normalement refusés aux autres membres de sa classe. Il était accepté dans les bains de boue contre les flancs du dominant alors que tous les autres, y compris les femelles, en sont activement chassés. Il était accepté de la même manière aux sites de repos à l'ombre des arbres et il suivait le dominant dans tous ses déplacements avec une promiscuité non tolérée pour les autres. Ce type d'alliance entre des mâles de classe différente semble exceptionnelle car nous ne l'avons pas rencontré dans les autres troupeaux de buffles.

*Les mâles celibataires*

L'importance moyenne d'un groupe de mâles célibataires est de 3,4 individus. Ce nombre moyen varie légèrement d'une région à l'autre. Les groupes les plus importants se rencontrent dans les vallées et dans les plaines avec une moyenne de 4 buffles par groupe. Sur les hauts plateaux la moyenne est légèrement inférieure avec 3,7 buffles par groupe tandis que dans la région des lacs, la moyenne tombe à 2,7 buffles par groupe.

Le tableau 4 montre la répartition de fréquence des groupes d'importance croissante ainsi que la distribution des individus dans chacun de ces groupes. En ce qui concerne l'importance des groupes on remarque que la fréquence la plus élevée est atteinte pour les solitaires. Elle diminue progressivement à mesure que le groupe prend de l'importance. En ce qui concerne la repartition des individus dans le groupe, il est intéressant de noter que 9% seulement des mâles célibataires mènent une vie solitaire et que près de 30% d'entre eux s'associent pour

*Tableau 4*

**Repartition de fréquences des groupes de mâles (groupes d'importance croissante) et répartition des individus dans chacun des groupes**

| Importance des groupes | Nombre de groupes | % | Répartition des buffles dans les groupes | % |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 126 | 31 % | 126 | 9 % |
| 2 | 102 | 25,1% | 204 | 14,6% |
| 3 | 73 | 17,9% | 219 | 15,6% |
| 4 | 39 | 9,6% | 156 | 11,1% |
| 5 | 21 | 5,1% | 105 | 7,5% |
| 6–9 | 24 | 5,9% | 168 | 12,1% |
| 10–30 | 19 | 4,6% | 323 | 23,1% |
| + de 30 | 2 | 0,5% | 99 | 7,1% |
| | 406 | | 1.400 | |

former des groupes de plus de 10 individus. Ces groupements, parfois très importants par rapport à la moyenne, sont bien localisés en des sites particuliers qui ne changent pas d'une année à l'autre. Tous ces sites sont à proximité de points d'eau, souvent sur une route de transhumance des grands troupeaux. Ce qui dénote, chez les vieux taureaux, une certaine fidélité à leurs anciennes habitudes. Dans le nord, de nombreux mâles célibataires (maximum 41 ensemble) fréquentent une petite plaine entourée de collines (Rwenjara) occupée aussi par des topis territoriaux. D'autres groupes (maximum 27 ensemble) sont établis dans une vallée marécageuse agrémentée de nombreuses bauges aménagées (Uruwindi). Dans le sud, 3 sites très fréquentés ont été repérés. Le premier, autour d'un étang (Kizi) dans la longue vallée centrale, est aussi fréquenté par une soixantaine d'hippopotames. Le second se trouve dans une vallée encaissée, parsemée de grandes mares permanentes, sur un chemin de migration des troupeaux (maximum 36 mâles ensemble). Le troisième est situé sur le mont Mutumba (maximum 64 mâles ensemble) et est temporaire car les mares s'assèchent en juillet et en août. D'une manière générale, les groupes sont plus importants en saison sèche en même temps que les points d'eau et la qualité des pâturages diminue.

En saison de pluies, les groupes de 2 et 3 individus dominent avec une fréquence de 47% tandis qu'ils ne représentent plus que 24% en saison sèche. La proportion des groupes de plus de 5 buffles est de 17% en saison sèche et de 10% en saison des pluies. Les points d'eau et les mares boueuses sont déterminants dans la distribution des mâles célibataires mais ceux-ci recherchent aussi les concentrations d'autres herbivores: impalas, topis, zèbres et même hippopotames. Ils broutent les prairies déjà exploitées ou «prétraitées» et négligent les pâturages vierges à herbe haute ou mi-longue. Dans les grandes plaines du nord, ils restent associés aux grandes concentrations de topis et de zèbres alors que leurs congénères vivant dans les troupeaux s'en séparent écologiquement (Monfort 1979). Le long des lacs, il y a une relation entre la présence de concentrations d'impalas et autres ongulés et celle des mâles célibataires. Il semble que les vieux buffles, seuls ou en petits groupes, soient incapables d'exploiter efficacement des pâturages qui n'ont pas subi l'action des autres herbivores.

## Discussion

Chez les Bovinae, en général, le sens social se manifeste avec des intensités variables. L'anoa (*Bubalus depressicornis*), le plus primitif des boeufs sauvages, vit seul ou par couple, plus rarement en petits groupes familiaux. Le gaur (*Bos gaurus*) et le banteng (*Bos javanicus*) forment des groupes familiaux de une à quelques douzaines d'individus accompagnés de un ou deux vieux taureaux. Chez l'arni (*Bubalus arnee*), les petites hardes fusionnent occasionnel-

lement pour former des troupeaux de plus de 100 têtes (Grzimek et Fontaine 1972). Les buffles d'Afrique, comme les bisons d'Amérique (*Bison bison*) adaptés aux grands habitats herbeux montrent un degré d'intégration sociale et un sens grégaire plus élevé par la formation de troupeaux de plusieurs centaines, parfois plusieurs milliers d'individus mais les unités fondamentales ou clans familiaux se sont maintenus et des liens priviligiés s'établissent entre des clans et entre des individus qui restent groupés même lorsque les troupeaux se subdivisent. Cette stabilité implique que plusieurs «guides» sont reconnus comme tels et suivis chacun par une partie du troupeau. Chez des animaux contraints, par allelomimétisme prononcé, de suivre les initiatives et les décisions de quelques-uns, ces aspects du comportement social permettent une certaine souplesse dans la structure et la distribution des groupes et assurent des interrelations étroites entre adaptations écologiques et nécessités sociales. Les particularités du relief, la structure de la végétation, l'abondance et la fréquence des pluies, la distribution des ressources de nourriture ont un effet important sur les tendances que montrent les troupeaux à se diviser. Celles-ci, plus ou moins marquées selon les régions du Parc de l'Akagera, entraînent des modes d'exploitation des pâturages différents.

Dans le nord, le système social tend à produire des agrégations, les troupeaux, en général, restent plus unis. Ils exploitent les pâturages en rotation et y exercent une pression intensive mais de courte durée. C'est la dispersion des domaines vitaux qui assure la dispersion de la population. Ce mode d'exploitation, en groupes importants et en rotation, semble bien ajusté aux conditions locales de l'environnement.

La plus grande partie de la région septentrionale, le Mutara et les grandes plaines, se caractérise par des savanes ouvertes et des paysages peu accidentés (à l'exception de la vallée encaissée de la rivière Akagera). Les différentes communautés végétales, dans les plaines, sur les flancs des collines et sur les sommets se distribuent d'une manière assez homogène. Des pluies assez abondantes et régulières et une repousse rapide des herbes en saison sèche, permettent une exploitation appropiriée durant toute l'année et favorisent le comportement grégaire. Les buffles restent en contact visuel l'un avec l'autre sur des grandes surfaces et trouvent de la nourriture en suffisance pour tout le groupe. Soulignons également que les graminées à leur stade de maturité sont plus hautes qu'ailleurs. Les déplacements en troupeaux importants et en rotation peuvent présenter des avantages. En effet, Grimsdell (1969) a montré que les buffles ne semblent pas capables d'exploiter efficacement les habitats à herbe haute s'ils ne sont pas en densité suffisante. D'autre part, le grégarisme est souvent considéré comme une adaptation antiprédation et Sinclair (1970, 1974) a montré que les grandes hardes assurent une meilleure protection que les petits groupes de célibataires pour les buffles du Serengeti. Or, les lions (*Panthera leo*) attirés par des concentrations de grands ongulés (Topis, Zèbres, Buffles) sont en plus forte densité dans le Nord et les familles sont plus importantes (obs.pers.). Dans le domaine de chasse adjacent à la frontière Nord-ouest du Parc, le buffle est le gibier vedette durant la saison de la chasse entre les mois de septembre et avril. Ces agents d'insécurité peuvent également favoriser les tendances que montrent les troupeaux de ces régions à rester unis.

Dans la partie sud et le long de la dépression de l'Akagera les domaines vitaux des troupeaux se distribuent irrégulièrement et ils comprennent, d'une manière plus marquée que dans le nord, des aires de transhumance saisonnières. Différentes régions sont ainsi broutées intensivement chaque année: les zones marécageuses dans les plaines et les vallées pendant la saison sèche, les hauts plateaux herbeux au moment du stade optimal de croissance de la végétation. En dehors de ces périodes, les troupeaux montrent une nette tendance à se subdiviser en plus petites hardes et ainsi à se disperser sur le domaine vital. Il en résulte un système d'exploitation de type intensif et continu. Ici, les mécanismes sociaux de dispersion de la population opèrent au niveau des hardes secondaires. Cette dispersion allège la pression exercée sur les pâturages exploités de manière beaucoup plus continus que dans le nord. Les deux systèmes, saisonnier d'une part et extensif d'autre part, répondent aux conditions de l'environnement. Dans le calendrier d'exploitation des pâturages par les buffles de la région, la disponi-

bilité des prairies de décrue en saison sèche et des hauts plateaux au début des pluies sont des éléments prévisibles qui permettent un système de déplacement saisonnier. En dehors de ces zones, les buffles sont confrontés au problème de la dispersion des ressources, conséquence d'un milieu accidenté, aux habitats variés et relativement boisés ou buissonants. Le climat plus aride et l'irrégularité des pluies, ajoutent encore un élément imprévisible pour la distribution, la quantité et la qualité des ressources disponibles.

Dans ces conditions, la dispersion en petits groupes présente des avantages:

Chaque petit groupe peut mieux adapter ses déplacements et ses activités en fonction de ses besoins et de la variété locale des ressources.

Plusieurs petits groupes peuvent opérer des sélections plus efficaces sur des ressources distribuées irrégulièrement qu'un seul grand groupe.

Certaines ressources temporaires et dispersées peuvent être exploitées simultanément au moment opportun.

En conclusion, nous pouvons dire que les buffles sont capables d'alternatives dans leurs modes d'exploitation des ressources, en réponse aux possibilités et aux limitations qui leur sont données ou imposées par l'environnement: le système de rotation, le système extensif continu, le système saisonnier. Au Parc de l'Akagera, le système de rotation prédomine dans le nord tandis que l'environnement crée des conditions plus favorables aux systèmes extensifs et saisonniers dans le sud.

D'un point de vue social, un système qui tend à produire des agrégations tend également à contrer l'établissement de liens privilégiés entre certains membres du groupe et à uniformiser la nature des relations sociales. C'est une réponse à des ressources distribuées de manière assez homogène.

Par contre, un système qui tend à contrer le maintien de troupeaux importants favorise aussi le développement et le degré de stabilité des différentes formes d'associations que nous avons relevées: hardes secondaires et clans. En effet, plus les troupeaux se divisent et plus les activités de routine et les expériences communes sont poussées dans les hardes secondaires par rapport à l'ensemble.

Ainsi, certains traits du comportement social permettent-ils aux buffles de vivre séparés ou associés en réponse à certaines conditions du milieu.

Le rôle des «guides» et des individus expérimentés qui conduisent les troupeaux, les hardes secondaires et les clans est évident pour assurer et maintenir cette souplesse de l'organisation sociale. Il importe d'en tenir compte dans les programmes de gestion ou d'exploitation de la faune sauvage. Les modes flexibles d'utilisation des différents habitats par les populations de buffles peuvent aussi servir de modèles dans les ranchs de bétail domestique.

## Remerciements

Cette étude a été entreprise avec l'autorisation de l'Office Rwandais du Tourisme et des Parcs Nationaux. Nous en remercions sincèrement les dirigeants.

Notre gratitude va aux membres des Fondations F.F.R.S.A. (Fondation pour Favoriser les Recherches Scientifiques en Afrique), F.U.L.R.E.A.C. (Fondation de l'Université de Liège pour les Recherches scientifiques en Afrique centrale) et F.R.F.C. (Fonds belge de la Recherche Fondamentale Collective – contrat 2.4560.75 au Prof. Ruwet) qui ont financé nos travaux et nous ont accordé les appuis logistiques.

Nous tenons à remercier très sincèrement notre collègue et ami F. Verhulst, conseiller à l'O.R.T.P.N. qui pilotait l'avion et sans l'aide duquel les recensements aériens n'auraient pu se faire.

## Résumé

Au Parc National de l'Akagera et dans le Domaine de Chasse du Mutara, les populations de buffles du nord et du sud sont soumises à des conditions d'environnement différentes par la topographie, le climat, la variété et la distribution des communautés végétales et animales, la quantité, la qualité et la distribution spatio-temporelle des ressources. Il en résulte une flexibilité dans le mode d'organisation sociale et dans les systèmes d'exploitation des pâturages.

Le domaine vital d'un troupeau stable s'étend sur une surface de 35–40 km² dans le nord, sur 50–60 km² dans le sud, plus accidenté, plus aride et plus boisé. Les portions des différents domaines qui se chevauchent sont surtout exploitées en saison sèche dans le nord et en saison des pluies dans le sud.

Les troupeaux, bien que stables durant des années, se divisent épisodiquement en hardes plus petites. Le degré, la fréquence et la durée des ces divisions sont plus marqués dans le sud que dans le nord. Dans cette dernière région, les troupeaux comptent en moyenne de 200–300 individus et se divisent, le plus souvent en deux. La fréquence des hardes de moins de 50 individus (résultat d'une division plus poussée) est de 11,2%. Dans le sud, les troupeaux comptent de 300–400 individus mais ils se divisent en un plus grand nombre de sous-groupes. La fréquence des hardes de moins de 50 est de 21% en moyenne et de 30,1–50% dans les régions les plus arides et les plus boisées de l'extrême sud.

La division fréquente en petites hardes favorise le maintien des liens familiaux et la formation de clans ou de groupements de clans durables. Ces traits du comportement permettent à ces animaux grégaires d'ajuster leurs systèmes d'exploitation des ressources aux conditions du milieu: – exploitation plutôt en groupes importants et en rotation dans le nord, – exploitation plutôt continue mais extensive, par la dispersion de la population en petits groupes dans le sud. Les déplacements saisonniers sont réguliers bien que peu marqués dans le nord, ils sont altitudinaux et plus dépendants des orages dans le sud.

Les mâles célibataires forment des groupes de 4 individus, en moyenne, mais une proportion importante d'entre eux vivent dans des groupes de plus de 10 (30% des mâles célibataires).


## Zusammenfassung

*Untersuchung über die Büffel-Population im Akagera-Nationalpark (Ruanda)*
*II. Soziale Organisation und ökologische Anpassung*

Im Norden und Süden des Akagera-Nationalparks und der Mutara Hunting Reserve leben die Büffel unter Umweltbedingungen, die sich durch Klima, Topographie, Vielfalt und Verteilung von Pflanzen- und Tiergesellschaften, durch Quantität und Qualität sowie zeitliche und räumliche Verteilung der Resourcen unterscheiden. Dem entsprechen Unterschiede in der sozialen Organisation und der Art der Beweidung.

Im Norden umfaßt der Aktionsraum einer stabilen Herde eine Fläche von 35–40 km², dagegen im wechselhafteren, trockeneren und stärker bewaldeten Süden 50–60 km². Sich überschneidende Anteile von Aktionsräumen verschiedener Herden werden im Norden vor allem in der trockenen Saison, im Süden in der Regenzeit beweidet.

Die insgesamt über Jahre stabilen Herden teilten sich periodisch. Ausmaß, Häufigkeit und Dauer solcher Teilungen sind im Süden ausgeprägter als im Norden. Im Norden umfaßten die Herden gewöhnlich 200–300 Tiere und spalteten am häufigsten in zwei Unterherden auf. Der Anteil von Herden mit weniger als 50 Individuen (nach stärkerer Aufgliederung) beträgt hier 11,2%. Im Süden zählen die Herden 300–400 Tiere, teilen sich aber in eine größere Anzahl von Untergruppen auf. Herden mit weniger als 50 Büffeln bildeten hier im Mittel 21% und in den trockensten und am stärksten bewaldeten Teilen im äußersten Süden 30,1–50%.

Die häufige Aufspaltung in kleine Herden begünstigt die Aufrechterhaltung von Familienbeziehungen und die Bildung dauerhafter Familiengruppen. Dieses Verhalten gestattet es diesen Herdentieren, ihre Methode der Beweidung den besonderen Bedingungen anzupassen: Nutzung durch vorwiegend große, langsam zirkulierende Herden im Norden und ortstreuere, aber extensivere Beweidung durch Aufteilung der Population in kleinere Gruppen im Süden.

Ein Teil der Bullen bildet im Mittel 4 Tiere umfassende Junggesellen-Herden. Ein beträchtlicher Anteil, nämlich 30% der Junggesellen, lebt in mehr als 10 Köpfe starken Gruppen.


## Bibliographie


Darling, F. F. (1937): A herd of red deer. London: Oxford University Press.

Douglas-Hamilton, I. (1973): On the ecology and behaviour of the Lake Manyara elephants. E. Afr. Wildl. J. **11**, 401–403.

Eltringham, S. K.; Woodford, M. H. (1973): The numbers and distribution of buffalo in the Ruwenzori National Park, Uganda. E. Afr. Wildl. J. **11**, 151–164.

Gosling, L. M. (1969): Parturition and related behavior in Coke's hartebeest, *Alcelaphus buselaphus cokei* Günther. J. Reprod. Fert. Sup. **6**, 265–286.

Grimsdell, J. J. R. (1969): Ecology of the buffalo, *Syncerus caffer* in western Uganda. Ph. D. thesis, University of Cambridge.

Grzimek, B.; Fontaine, M.: Le monde animal. Tome XIII, 310–365. Zürich: Stauffacher S. A.

Grubb, P.; Jewell, P. A. (1966): Social grouping and home range in Feral Soay sheep. Symp. Zool. Soc. Lond. **18**, 179–210.

Hafez, E. S. E.; Bouissou, M. F. (1975): The behaviour of cattle. In: The Behaviour of Domestical Animals. Ed. by A. S. E. Hafez. London: Baillière Tindall. 205–245.

Jewell, P. A. (1966): The concept of home range in mammals. Symp. Zool. Soc. Lond. **18**, 85–109.
Klingel, H. (1967): Soziale Organisation und Verhalten frei lebender Steppenzebras (*Equus quagga*). Z. Tierpsychol. **24**, 580–624.
Leuthold, W. (1972): Home range, movements and food of a buffalo herd in Tsavo National Park. E. Afr. Wildl. J. **10**, 237–243.
— (1977): African Ungulates. A comparative review of their ethology and behavioural ecology. Zoophysiology and Ecology 8. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer Verlag.
Marjoribanks-Egerton, F. (1962): The cow-calf relationship and rutting behaviour in the American bison. Master's thesis, University of Alberta, Edmonton.
Monfort, N. (1979): Etude des populations de buffles *Syncerus caffer* (Sparrman) du Parc National de l'Akagera (Rwanda). I. Répartition spatiale et distribution. Z. Säugetierkunde **44**, 111–1127.
Schloeth, R. (1958): Über die Mutter-Kind Beziehungen beim halbwilden Camargue-Rind. Säugetierkdl. Mitt. **6**, 145–150.
Sinclair, A. R. E. (1970): Studies of the ecology of the East African buffalo. Ph. D. thesis, University of Oxford.
— (1974): The social organization of the East African buffalo (*Syncerus caffer* Sparrman). In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Ed. by Geist, V., and Walther, F. IUCN Publ. New Series No. 24.
Vesey Fitzgerald, D. F. (1969): Utilization of the habitat by buffalo in Lake Manyara National Park. E. Afr. Wildl. J. **7**, 131–145.
– (1974): Utilization of the grazing resources by buffaloes in the Arusha National Park, Tanzania. E. Afr. Wildl. J. **12**, 107–134.

*Adresse de l'auteur:* Dr. Nicole Monfort, Laboratoire d'Ethologie, Institut de Zoologie, 22, quai Van Beneden, B-4020 Liège, Belgique

## WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

# Zum Vorkommen der Feldspitzmaus Crocidura leucodon in Nordost-Niedersachsen 1978/1979

Von J. M. Martens und Lisel Gillandt

*Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg*

*Eingang des Ms. 5. 12. 1979*

Verbreitungsareale von Kleinsäugern in Mitteleuropa gelten als relativ stabil. Um so mehr Aufmerksamkeit verdienen solche Arten, bei denen rezente Arealverschiebungen stattfinden. Bei der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*) konnte in den letzten 20 Jahren ein offenbar rapider Rückgang an ihrer nordwestlichen Verbreitungsgrenze beobachtet werden (Röben 1976; von Lehmann und Brücher 1977; Drescher-Kaden et al. 1978). Niethammer (1979) hat den gegenwärtigen Kenntnisstand zusammengefaßt. Danach ist insbesondere Norddeutschland weitgehend geräumt worden.

Die Nord- bzw. Nordwestgrenze verlief in den fünfziger Jahren von Lathen/Ems, Oldenburg i. O. (Frank 1953), Delmenhorst (Niethammer 1979), Bremen (Richter 1963) in einer leicht südostwärts geneigten Linie nach Bonese (bei Salzwedel/DDR), Späningen, Potsdam etc. (vgl. Richter 1963). Zwischen Bremen und Bonese wird von Niethammer noch als unsicherer Fundort Lüneburg genannt. Im Bereich dieser Linie wurde *C. leucodon*

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4503-0188 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 188–191
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

nach 1960 nur im östlichen Niedersachsen nachgewiesen: In Gewöllen aus dem Winter 1972/1973 (SCHAEFER 1975) bei Bussau (Landkreis Lüchow-Dannenberg) (vgl. Abb. 1). Demnach schien es möglich, daß das Verbreitungsareal in Nordost-Niedersachsen weiter nach Norden reichen könnte, als bisher angenommen.

Im Rahmen zoologischer Bestandsaufnahmen wurden in den Jahren 1978 und 1979 an mehreren Orten des Landkreises Lüchow-Dannenberg (Reg.-Bez. Lüneburg, Niedersachsen, Bundesrep. Deutschland) Kleinsäuger in Fallen gefangen. Hierbei konnte die Feldspitzmaus mehrfach auch nördlich der bisher bekannten Verbreitungsgrenze nachgewiesen werden. Überwiegend wurde mit 50 mit geröstetem Brot beköderten Schlagfallen bei zwei Nächten Standzeit (= 100 Fallennächte) gefangen; es fanden amerikanische Fallen mit vergrößertem Fangbügel und leichtauslösendem Köderbrett (Modell „Museum Spezial“) und handelsübliche deutsche (Modell „Luchs“) Verwendung.

Mit Ausnahme von Fangplätzen in reinen Waldgebieten, konnte vom Biotoptyp her ein Vorkommen an 13 der von uns untersuchten Stellen erwartet werden. An diesen 13 Orten wurden insgesamt 203 Kleinsäuger erbeutet, was einer durchschnittlichen Fangquote von 21,6 Individuen pro 100 Fallennächte entsprach. An sieben Plätzen wurden insgesamt 15 *Crocidura leucodon* gefangen. Die Verteilung gibt die Tabelle 1 wieder. *C. leucodon* stellt damit einen Anteil von 7,3% der Kleinsäuger aller 13 Fangorte, bzw. einen Anteil von 11,5% an den Individuen der sieben Feldspitzmaus-Fangorte. Verglichen mit Häufigkeitsangaben, die aus der Untersuchung von Schleiereulen-Gewöllen stammten, erscheinen unsere Werte recht hoch; RICHTER (1963) fand in der Kultursteppe des DDR-Flachlandes Dominanzwerte von 2,2%, nur im Mittelgebirgsvorland solche von 9%. Allerdings lassen sich Ergebnisse aus Fallenfängen mit Gewölldaten nicht direkt vergleichen; immerhin deuten die Angaben darauf hin, daß die Feldspitzmaus im Untersuchungsgebiet einigermaßen regelmäßig vorkommt und nicht zu den Seltenheiten gezählt werden muß. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß die Fangplätze von vornherein in Biotoptypen lagen, die als Feldspitzmaus-Lebensraum in Frage kamen, so daß die relative Dichte bezogen auf größere Flächeneinheiten erheblich geringer sein dürfte.

*Crocidura leucodon* wurde, naturräumlich betrachtet, einerseits in den Niederungsebenen der Elbmarsch, der Seege und des Lüchower Landgrabens (GILLANDT und MARTENS 1979) gefangen, hier jedoch meist an Stellen, die sich kleinräumig als trockener, angehöht und unbeschattet aus dem feuchteren Umland heraushoben. Es handelte sich vorwiegend um jahrelang ungenutzte, ungemähte, verwilderte Grünlandbereiche mit einer bis 1 Meter

*Tabelle 1*

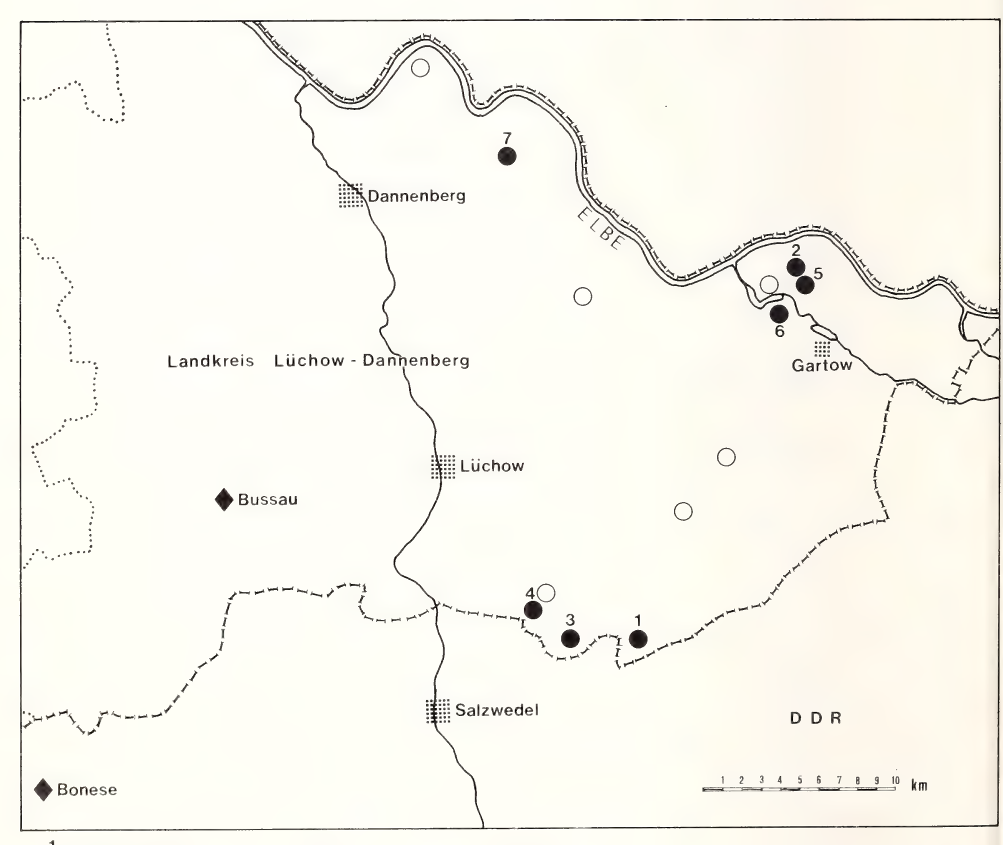
**Daten und Ortsangaben der Schlagfallenfänge von Crocidura leucodon im Landkreis Lüchow-Dannenberg**

| Fangplatz Nr. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Monat/Jahr | 10.78 | 10.78 | 11.78 | 11.78 | 11.78 | 1.79 | 10.79 | – |
| Anzahl Kleinsäuger | 53 | 5 | 26 | 25 | 5 | 10 | 6 | 130 |
| Anzahl *C. leucodon* | 5 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 15 |
| Dominanz von *Crocidura leucodon* | 9.4% | 40% | 3,8% | 8.0% | 40% | 20% | 16,6% | 11,5% |
| Dominanz pro 100 Fallennächte | 5,0% | 12,5% | 1,0% | 2,0% | 10% | – | 1,1% | – |

Fangplatzlagen: Nr. 1 = Prezier Süd (Lemgow); 2 = Brünkendorf (Höhbeck); 3 = Volzendorf Süd (Lemgow); 4 = Dangenstorf Süd (Lübbow); 5 = Brünkendorf Süd (Höhbeck); 6 = Laasche (Gartow); 7 = Quickborn Nordost (Gusborn).

hohen Krautschicht, z.T. mit Disteln oder Rosengebüsch (Fangplätze 1, 3, 4, 5, 7). Doch auch auf diluvialen und Flugsand-Anhöhen wie dem Höhbeck und der Laascher Insel wurde die Feldspitzmaus erbeutet. So lag Fangplatz 2 in einem verwilderten Gartengelände mit feuchtem Untergrund (Quellhorizont) und Fangplatz 5 an einem südexponierten, trockenen, gebüschbestandenen Wegrand. Bei Fangplatz 6 handelt es sich um Innenräume eines ländlichen Gehöftes. Eine auffällige Nähe der Fundorte zu Ansiedlungen (vgl. Angermann 1974) ergab sich nicht; zwar liegen die Fundorte 2, 5, 6 in Dörfern, die Plätze 1, 3, 4, 7 jedoch 1 bis 2,5 Kilometer von den nächsten Gebäuden entfernt.

Die hier mitgeteilten Fundorte zeigen, daß die nördliche Verbreitungsgrenze, die für dieses Gebiet in den fünfziger Jahren etwa mit 52°49′ N angegeben wurde, weiter nach Norden reicht, über 53°7′ N hinaus bis an die Elbe. Als Westgrenze wird der bewaldete Höhenzug der Göhrde angenommen, einer chorologischen Grenzlinie vieler südöstlich verbreiteten Tierarten. Niethammer (1979) zeichnet diese Linie (zufällig ?) in seiner Abb. 2. Es ist fraglich, ob die Feldspitzmaus auch noch nördlich der Elbe vorkommt, da sie von Weber (1969) in Mecklenburg nicht gefunden wurde. Immerhin wäre zum Verständnis der isolierten Gewöllfunde in Schleswig-Holstein (Reichstein und Bock 1976) ein ehemals zungenförmig nach Nordwesten weisenden Verbreitungsareal vorstellbar, etwa in Anlehnung an Verhält-




Lage der Fangplätze von Kleinsäugern und von *Crocidura leucodon* im Landkreis Lüchow-Dannenberg

nisse, wie sie rezent bei der ebenfalls im Rückgang begriffenen Brandmaus zu finden sind (Görner 1976; Kratochvil 1976; Niethammer 1976; Böhme 1978).

## Danksagung

Herrn Klaus Leonhardt (Hamburg) möchten wir für die leihweise Überlassung einer großen Zahl von amerikanischen Schlagfallen (Mod. Museum Special) sehr herzlich danken, Frau Alwine Abbass (Laasche) für den Fang von Tieren am Fangplatz 6.

## Literatur

Angermann, R. (1974): Säugetiere – Mammalia. In: Exkursionsfauna für die Gebiete der DDR und der BRD. Bd. **3** (Wirbeltiere), 279–355. Berlin: (Hrsg. von Stresemann, E.).

Böhme, W. (1978): *Apodemus agrarius* – Brandmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas, **1** (Rodentia I), 368–381. Wiesbaden: (Hrsg. von Niethammer, J.; Krapp, F.).

Drescher-Kaden, U.; Hutterer, R.; Lehmann, E. von (1978): Rückstände von Organohalogenverbindungen in Kleinsäugern verschiedener Lebensweise aus dem Rheinland. Decheniana **131**, 266–273.

Frank, F. (1953): Beitrag zur Biologie, insbesondere Paarungsbiologie der Feldspitzmaus, (*Crocidura leucodon*). Bonner Zool. Beitr. **4**, 187–194.

Gillandt, L.; Martens, J. M. (1979): Faunistische Untersuchungen für das geplante Naturschutzgebiet „Lüchower Landgrabenniederung". Gutachten i. A. Bezirksregierung Lüneburg.

Görner, M. (1976): Zum Vorkommen und zur Verbreitung der Brandmaus, *Apodemus agrarius* in der DDR. Acta Sci. Nat. Brno **10**, 57–64.

Kratochvil, J. (1977): Die Faktoren, die die Schwankungen der Westgrenze des Verbreitungsareals von *Apodemus agrarius* (Mamm., Muridae) bedingen. Vestn. Ceskoslov. Spol. Zool. **41**, 253–265.

Lehmann, E. von; Brücher, H. (1977): Zum Rückgang der Feld- und Hausspitzmaus (*Crocidura leucodon* und *russula*) in Westeuropa. Bonner Zool. Beitr. **28**, 13–18.

Niethammer, J. (1976): Die Verbreitung der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) in der Bundesrepublik Deutschland. Acta Sci. Nat. Brno **10**, 43–55.

— (1979): Arealveränderungen bei Arten der Gattung *Crocidura* in der Bundesrepublik Deutschland. Säugetierkdl. Mitt. **27**, 132–144.

Reichstein, H.; Bock, W. F. (1976): Die Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*) – eine für Schleswig-Holstein neue Säugetierart. Die Heimat, **83**, 1–4.

Richter, H. (1963): Zur Verbreitung der Wimperspitzmäuse (*Crocidura*, Wagler, 1832) in Mitteleuropa. Zool. Abh. Ber. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden **26**, 219–242.

Röben, P. (1976): Veränderungen des Säugetierbestandes der Bundesrepublik Deutschland und deren Ursachen. Schrr. Vegetationskde. **10**, 239–254.

Schaefer, H. (1975): Ein Frosch- und Käfer-Waldkauz (*Strix aluco*) im Wendland. Vogelkdl. Ber. Nieders. **7**, 79–84.

Weber, B. (1969): Beitrag zur Kleinsäugerfauna Mecklenburgs. Naturschutzarb. Mecklenburg **12**, 44–49.

*Anschrift der Verfasser:* Dr. Johannes M. Martens und Dr. Lisel Gillandt, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

# Zur gegenwärtigen Nordgrenze von Crocidura leucodon in Niedersachsen

Von J. Niethammer

*Zoologisches Institut der Universität Bonn*

*Eingang des Ms. 17. 12. 1979*

An der für Niedersachsen nur ganz unvollkommen dokumentierten Nordgrenze der Feldspitzmaus hat Prof. Dr. K. Becker etwas südlich und südöstlich von Hannover in Schleiereulengewöllen aus den Jahren 1978 und 1979 unter 1695 Wirbeltieren auch 29 Feldspitzmäuse (1,7%) und 114 Hausspitzmäuse (*Crocidura russula* – 6,7%) gefunden und mir die Kontrolle des Materials ermöglicht. Die meisten Schädel stammen von den Orten Hüpede und Hiddestorf bei Pattensen sowie Sehnde südlich von Lehrte. Damit ist auch hier die Existenz von *C. leucodon* bis in die letzten Jahre gesichert.

Zur Korrektur von Niethammer (1979): In Abb. 2 wurde der Fundort Rendsburg fälschlich etwa 3 cm zu weit südöstlich eingetragen.

**Literatur**

Siehe Arbeit von Martens und Gillandt in diesem Heft.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. Jochen Niethammer, Zoologisches Institut, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

## BUCHBESPRECHUNG

Nader, I. A.: **Kangaroo Rats: Intraspecific Variation in Dipodomys spectabilis Merriam and Dipodomys deserti Stephens.** Illinois Biological Monographs 40. Urbana, Chicago, London: University of Illinois Press 1978, 116 s., 15 Abb., 14 Tab. $ 12,50.

Zugrunde liegen 2725 Belegstücke der beiden Arten von Känguruhratten *Dipodomys spectabilis* und *D. deserti* von 689 Orten aus dem gesamten Verbreitungsgebiet. An ihnen wurden Farbmerkmale, 14 Schädelmaße und Körpermaße zur Überprüfung von geographischer, individueller und altersbedingter Variation und des Sexualdimorphismus gewonnen. Häufungsstellen von Stufen in der geographischen Merkmalsprogression dienten der Abrenzung von Unterarten: 7 bei *D. spectabilis* und 4 bei *D. deserti*. Zusammengestellt wurden ferner morphologische und biologische Artmerkmale, Unterartbeschreibungen mit Vergleichen vor allem benachbarter Subspezies und einer Diskussion der Grenzen sowie der Versuch einer phylogenetischen Interpretation. *D. spectabilis* ist geologisch jünger, ökologisch und morphologisch variabler und weniger spezialisiert als *D. deserti*. Als Spezialisationsmerkmale werden hier Wüstenanpassungen (große Bullae, lange Hinterfüße) gewertet. Innerhalb der Arten ergibt die geographische Verteilung des Spezialisationsgrades kein einheitlich interpretierbares Bild.

Methodisch kann die Arbeit in mancher Hinsicht als Muster für die Analyse von Unterart-Gliederungen dienen, so in dem Bestreben, dabei von geographischen Merkmalsstufen auszugehen. Allerdings vermißt man hier eine vollständige Darstellung des Arbeitsganges wenigstens an einem Beispiel. Angaben über Korrelationen zwischen Maßen, über Allometrien oder die Bedeutung von Merkmalen fehlen weitgehend. Insofern ist die Arbeit etwas konservativ. Dafür hat sie den Vorzug, gut verständlich zu sein. In der Sorgfalt von Durchführung und Darstellung ist sie vorbildlich. J. Niethammer, Bonn

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4503-0192 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 192
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

# Lehrbuch der Schafzucht

Von Prof. Dr. HEINRICH BEHRENS, Prof. Dr. HERBERT DOEHNER, Dr. REINHARD SCHEELJE und Prof. Dr. RUDOLF WASSMUTH. Redaktion: Prof. Dr. RUDOLF WASSMUTH. 5., neubearbeitete Auflage. 1979. 368 Seiten, 51 Tabellen, 182 Abbildungen im Text und auf 5 Tafeln. Kunstdruckpapier. Kartoniert 28,– DM

## Inhaltsübersicht



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

---


*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 198.— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 36,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

*Neuerscheinung*

## 13. Kongreß der Deutschen Veterinärmedizinischen Gesellschaft

In Bad Nauheim vom 5.–7. April 1979. Leitthemen: 1. Krankheiten der Neugeborenen. 2. Aktuelles aus der veterinärmedizinischen Forschung. Heft 30 der Schriftenreihe „Fortschritte der Veterinärmedizin – Advances in Veterinary Medicine", Beihefte zum Zentralblatt für Veterinärmedizin. 1980. 272 Seiten mit 108 Abbildungen und 55 Tabellen. Kartoniert 68,– DM

## Futtermittelrecht

mit einschlägigen Bestimmungen, Bundesgesetzen, Verordnungen, Erlassen und Recht der Europäischen Gemeinschaften. Textsammlung mit Begründungen und Erläuterungen. Loseblattsammlung mit Sammelordner. Herausgeber: Min.-Rat Dr. Hans J. Entel, Reg.-Dir. Dr. Norman Förster, Reg.-Dir. Elisabeth Hinckers, Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. 1970/1980. Grundwerk mit z. Z. 11 Ergänzungslieferungen. In zwei Sammelordnern 298,– DM

*Neuerscheinung*

## Geburtshilfliche Untersuchung eines Färsenvornutzungsversuches

Unter besonderer Berücksichtigung der dexamethasoninduzierten Geburt und der Bestimmung der Sexualhormone Östrogen und Progesteron. Von Dr. Thomas Steidl. Heft 42 der „Gießener Schriftenreihe Tierzucht und Haustiergenetik". 1979. IV, 88 Seiten mit 18 Abbildungen und 12 Tabellen. Kartoniert 20,– DM

Die Färsenvornutzung kann einen nützlichen Beitrag zur Deckung des weltweit wachsenden Bedarfs an Eiweiß tierischer Herkunft leisten. Denn mit einem relativ geringen Aufwand an pflanzlichem Protein läßt sich ein hoher Ertrag an tierischem Eiweiß erzielen, wenn Färsen so zeitig belegt werden, daß Abkalbung und anschließende Verwertung von Mutter und Kalb in einem möglichst frühen Lebensalter erfolgen.
Die vorliegende Arbeit zeigt, auf welchen Wegen sich der Erstbelegungszeitpunkt bestimmen läßt. Seine Wahl ist nicht unproblematisch, weil die Kosten von Aufzucht und Mast für einen frühen Termin sprechen, die Notwendigkeit, ein genügend ausgewachsenes und entwickeltes Muttertier abkalben zu lassen, dagegen eine möglichst späte Belegung empfiehlt. Den Ausschlag gibt der Zeitpunkt des geringsten Geburtsrisikos, der sich durch gynäkologische und geburtshilfliche Untersuchungen und durch radioimmunologische Bestimmung von Plasmaöstrogen- und Plasmaprogesteron-Konzentrationen ermitteln läßt. Darüber hinaus werden auch Möglichkeiten gezeigt, die Geburt von einem gewissen Trächtigkeitsstadium an mit Kortikosteroiden vorzeitig auszulösen.
Als Beitrag zu neuen Biotechniken in der Tierproduktion wendet sich die Arbeit über den großen Kreis der auf Rinderproduktion spezialisierten oder an ihr interessierten Landwirte hinaus vor allem an Tierärzte, Tierzuchtbeamte und Tierzuchtberater.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

l. 45 (4), 193–256, August 1980 ISSN 0044-3468 C 21274 F

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

Mammals

# RNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

rgan der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde





rlag Paul Parey Hamburg und Berlin

HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. van Bree, Amsterdam – W. Fiedler, Wien – H. Frick, München – W. Herre, Kiel – K. Herter, Berlin – H.-G. Klös, Berlin – H.-J. Kuhn, Göttingen – B. Lanza, Florenz – T. C. S. Morrison-Scott, London – J. Niethammer, Bonn – H. Reichstein, Kiel – M. Röhrs, Hannover – D. Starck, Frankfurt a. M. – F. Strauss, Bern – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

SCHRIFTLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. Schliemann, Hamburg – D. Kruska, Hannover

*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

*Manuskripte:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

*Vorbehalt aller Rechte:* Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

**Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA):** The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distributions, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see 'Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List' of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Tutte Druckerei GmbH, Salzweg-Passau

Z. Säugetierkunde 45 (1980) 4, 193–256
ASTM-Coden: ZSAEA 7 45 (4), 193–256

Mit 1 Beilage des Gustav Fischer Verlages, Stuttgart, und 2 Beilagen des Verlages Paul Parey

# Notes on the Giant Golden Mole Chrysospalax trevelyani Günther, 1875 (Mammalia: Insectivora) and its survival chances

By W. Poduschka

*Receipt of Ms. 19. 11. 1979*

## Abstract

Studied biological items of the nearly unknown Giant Golden Mole *Chrysospalax trevelyani* and its survival chances.

Since the hitherto only vaguely suspected range of *Chrysospalax trevelyani* never was tried to be precised, a voyage to its classical habitat, Pirie Forest, Natal, and a survey on available museum specimens should bring more knowledge.

Many mole hills were located, investigated, and dug up, as also some of the tunnels. Their temperature was taken and with 13°C only was found to be surprisingly low. Neither signs of predation by jackals (*Canis mesomelas*) or caracals (*Felis caracal*), nor any surface traces of *Chrysospalax trevelyani*, as reported vaguely in earlier reports, could be found.

56 museum specimens were studied and the data of 44 more were collected by letters: Their localities of collection were used to draw the first map of the range of *Chrysospalax trevelyani*.

Fur colours were found to be remarkable different form indications in some earlier reports.

Considering the distribution map and the political and, as a result, economical changes in the very last years and in the near future in the bigger part of *Chrysospalax trevelani*'s range, its survival chances seem to be very poor, all the more since the said range is split up in several separated areas already.

## Introduction

While I was collecting material for a survey of the literature now available on Insectivore Communication (Poduschka 1977) in order to support the more and more established zoological discipline "Comparative Insectivorology", it soon became abvious that the family Chrysochloridae seems to be the least known of the whole zoological order Insectivora. To be able to contribute to the knowledge of these subterranean mammals, I visited in October 1978 Pirie Forest (Cape Province, Republic of South Africa), where not only the first but also later a fair number of *Chrysospalax trevelyani* had been collected.

The literature on most of the Chrysochloridae is very diffuse and hardly deals with anything more than a few taxonomic and anatomical topics. This applies most of all to our knowledge of the Giant Golden Mole, even though its existence has been known for more than 100 years. Up to now, not even an exact distribution map was ever accomplished. Stuart (1978) indicated only roughly the areas round King William's Town and East London. According to Meester (pers. comm.), *Chrysospalax* was created as a subgenus by Gill in 1883, with *Chrysochloris trevelyani* as type species.

This paper is not intended to deal with taxonomy. I do maintain, however, that the biology, sensory physiology or ethology of any animal is closely linked to its anatomical or morphological facts or pecularities, which provide the technical bases for any behaviour pattern and allow us to understand connections or causes. This is especially true of Insectivores, which in many respects – probably on account of their great phylogenetic age – bear no comparison with most of the higher mammals.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0193 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 193–206
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

By way of a start to this uncultivated field of research, a few facts about the biology of *Chrysospalax trevelyani* are presented in this paper. Since literature on this animal is so scarce, however, an approach to the problems connected can only be facilitated by also considering papers on the other members of the family. Therefore, a few of them have to be quoted:

The first group (DORAN 1878; BROOM 1915, 1916; LECHE 1904, 1907; STEPHAN and BAUCHOT 1960; BUGGE 1972, 1974; PUTTICK and JARVIS 1977) deals only with the anatomy or morphology of other genera of the Chrysochloridae. The second group (HOLM 1968; MEESTER 1964, 1972; JARVIS 1974; WITHERS 1978) deals with the biology of other Golden Moles. MEESTER provided us with the only available description of attempts at keeping Golden Moles in captivity, although he does refer to *Eremitalpa* Roberts and *Amblysomus julianae*, which was newly discovered by him.

Taxonomically, *Chrysospalax trevelyani* has been mentioned and more or less dealt with by GÜNTHER (1875), HUET (1885), BROOM (1907, 1909), ROBERTS (1913, 1923–24), ALLEN (1939), FORCART (1952), MEESTER (1968) and SIMONETTA (1968). Anatomical, morphological or biological aspects were treated by DOBSON (1882), BROOM (1907, 1950), PARSONS (1901), KAUDERN (1907), LECHE (1907), COOPER (1928), ROBERTS (1951), ELLERMAN (1956), MEESTER (1968) and WALKER (1975). Unfortunately these papers differ considerably in minuteness of detail and originality. I beg forgiveness for these words of criticism, but I hope they will serve to arouse more interest in this animal and initiate a more dedicated study than has been the case so far. There are three important facts which demand urgent attention in this context:

Firstly, as far as its biology is concerned, we remain virtually without any reliable data. The information we have is either very imprecise, or appears to have been copied only too faithfully from other sources. Secondly, there does not even seem to exist a photograph of a living *Chrysospalax trevelyani*. Only MEESTER (in lit.) kept these insectivores alive for several months, but the photographs he made unfortunately have been lost. Thirdly, since *Chrysospalax trevelyani* is to be found only within a restricted area in a peculiar habitat type, this species seems to be in grave danger from the immanent political, agricultural and technical development of the area it was found during the last decades. Therefore, extensive research on this animal has to be undertaken before it is too late. Unfortunately there seems to be more talk on Nature Conservation or Species Conservation nowadays than there is action to support it. It is, by this, even more important that a scientific survey be undertaken as a first, logical step towards intervention in the otherwise gloomy fate of one of the most basic recent mammalian species, which – according to our present knowledge – is to be found together with its fellow Insectivores at the very root of our own, the Primates' evolutionary tree.

I would, however, strongly recommend a ban on any survey of such rare and endangered animals that employs the old-fashioned museum-collector's method of killing as many specimens as possible using spring-traps. The use of traps should be confined to those that trap the animal live, like these developed and used by DIPPENAAR (MEESTER 1970) or HICKMAN (1979), which have proved very effective. I maintain that the time of unscrupulous killing of fauna that is already in a dangerously decimated state – even under the protective but hypocritical guise of science – should now be long past for true and responsible scientists. The "live" method must be considered especially for research on those rare or endangered species that live within a restricted area, and which on account of our ignorance of their needs will die only too soon anyway, but which should yield as many items of their utterly unknown behaviour, sensory physiology or the like when still alive, to drive knowledge on. All of this applies to the case of *Chrysospalax trevelyani*.

I very much regret that my own results on these animals, obtained in Pirie Forest, Cape Province, in October 1978, are so imcomplete. Unfortunately I lacked time, funds, proper tools and equipment. Nevertheless, the investigations resulted in a few new thoughts and

findings, which I offer herewith for proof, in the hope of inspiring more research by those South African colleagues, who are in a far happier position than I was, as far as time, monetary aid and equipment are concerned.

## Results

Already before entering Pirie Forest itself, close to the shores of Maden Lake, I saw fresh mole hills, not all of which were beneath the shade of trees. They had a diameter of about 40–60 cm and an average height of about 25 cm. A plug of earth, more compact than the other mass of crumbled earth, locked the mouth of the tunnel and was easy to detect (fig. 1).

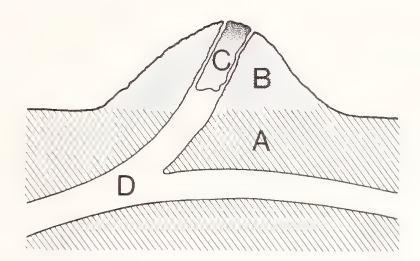



*Fig. 1.* Section through *Chrysospalax trevelyani* mole hill. A: Soil; B: Mole hill, consisting of crumbled earth; C: Plug, more compact than rest of mole hill; D: Tunnels

There were also groups of these mounds only 2 or 3 m distant from the water's edge, their position showing quite clearly the direction of the tunnels beneath the earth. These groups were always situated amidst small piles of earthworms' excrement. Each little pile was the size of a child's fist and looked like earthen sausages twisted and melted together, having a diameter of about 12–15 mm. Roberts (1951) called these earthworms *Microchaetus*. It was plainly visible that the colour of the earth dug up by *Chrysospalax trevelyani* as well as its chemical composition was completely different from that of the earthworm excrement. This indicates that the earth originates from different strata. The fineness of the composition and the comparatively greater density of the excrement seem to be caused only partially by the digestion process, since the two kinds of earth were of absolutely different quality. In unfortunately never published field notes, taken between 1950 and 1970, C. J. Skead (Du Plessis, in lit.) determined the depth of the burrows of the large *Microchaetus* species as being from 300 mm to about 700 mm. It is not yet known, up to which depth *Chrysospalax trevelyani* is able to drive its tunnels, but considering other Chrysochloridae, it seems that *Microchaetus* is burrowing in a considerable greater depth. Therefore, it seems to be preyed upon by *Chrysospalax trevelyani* especially when coming up near the surface, which would explain the striking coincidence of fresh mole hills and fresh earthworms' excrements.

Equally, the mounds within the forest itself, not only were also to be found very often very close to these clusters of earthworm excrement on the surface, but the earth brought up by *Chrysospalax trevelyani* and piled into mounds was always of a different quality and colour compared with the uppermost layer (about 20–40 cm) of forest soil or surface mould.

Jarvis (1974), when describing the burrow types of another species of the Chrysochloridae, gives evidence of burrow systems in swampy areas, in which large mounds of *Sphagnum* and *Alchemilla* are to be found. It is quite different with *Chrysospalax trevelyani*: on the very wet shores of Maden Lake, even on swampy places, it is able to live and forage for food very close to the water's edge and probably does so most of the time below the water level, but I never saw large mounds of earth like these described by Jarvis. This leads us to the conclusion, that *Chrysospalax trevelyani* avoids the danger of flooding in the tunnel sys-

tem merely by digging just above water level, or selecting a type of soil that allows to dig below water level due to its firm and waterproof consistency. Therefore, its nests – if any nests exist! – should be sought at a safe distance from the lake, where the danger of flooding normally does not exist. However, there may be some exceptions: Starck, in a personal communication (August 1979) told me about drowned *Chrysospalax trevelyani* in Maden Lake (personal information of Mr. Birch, Pirie Forest trout hatchery, to Starck). They possibly tried to escape from flooded tunnels and drowned in the lake, which – possibly – evoked the existing, but obviously never proven rumour that *Chrysospalax trevelyani* forage outside their tunnels. In any case the finding of drowned *Chrysospalax trevelyani* makes Walker's (1975) words dubious, which claim that the species is such a good swimmer that it had been observed to swim across a stream, since Maden Lake is not big. I regret that also Walker's next and surely false statement that "these animals obviously do not throw up mounds", does not support his reliability concerning *Chrysospalax trevelyani*.

I opened up some fresh-looking mounds as well as parts of the tunnels leading to them, but lacking proper tools and hampered by the abundance of tree roots under the trees of the forest, I did not succeed in finding the deepest level to which the tunnels extended. These have a diameter of about 9–11 cm and this enabled me to penetrate with my whole arm up to the shoulder. On the inside it was remarkably cool and wet: At a depth of about 30 cm I measured a temperature of 13 °C. To prevent raising the tunnels' air temperature by leaving them open too long, I always deposited the thermometer inside and closed the opening firmly, before taking it out again 20 minutes later.

This unexpectedly low temperature in the tunnels made by *Chrysospalax trevelyani* is understandable if we take in account the known low body temperature (20–24 °C) of another member of the Chrysochloridae family, reported by Whithers (1978) for *Chrysochloris asiatica*. Furthermore, my findings on low tunnel temperature in Pirie Forest have a parallel in the tunnels made by another subterranean insectivore, the European Mole (*Talpa europaea*), which also maintain a temperature of between 10 and 17 °C even on the hottest of summer days. *Talpa europaea* can survive in captivity only when kept in a microhabitat of less than 20 °C. Although the tunnel temperature mentioned by Klein (1972) refers to European summertime, I think it can be used as a parallel for the microclimate in tunnels made by *Chrysospalax trevelyani*, since the dense and comparatively cool Pirie Forest, even in summer, has an air temperature of probably never more than 30 °C. McNab (1966), however, recorded higher temperatures (22–26 °C) in the burrows of fossorial rodents. This remarkable difference possibly could serve as a distinctive mark between the tunnels of fossorial insectivores and those of fossorial rodents.

In Pirie Forest I was not able to find any mound that had been dug up by other mammals, although I did see plenty of jackal (*Canis mesomelas*) and caracal (*Felis caracal*) tracks. One can assume therefore that *Chrysospalax trevelyani* at least is not hunted by these predators, but possibly by otters (*Aonyx capensis*) which occur in Maden Lake (Starck, pers. comm.). In the middle of a sunny clearing, however, I did happen to find an adult Boomslang (*Dispholidus typus*) right in the middle of a group of mole hills. To be able to investigate them I had to drive away the reptile and then I discovered one mound with an opening on top. It was much smaller (about 4 cm) than the diameter of the tunnel opening itself, which could easily be seen (fig. 2). Of course I am unable to state whether this small opening was only the result of the normal plug having fallen inside only partially, or whether it was caused by some foraging serpent.

As far as the vertical direction of the tunnels near and below the mounds is concerned, I noted that the mounting tunnel leads in a slight curve through the solid earth at an angle of about 60°. Similar statements were made by Jarvis and Sale (1971) when doing field work on other subterranean animals. At a depth of about 20 cm (measured from ground level and not from the top of the mound), the entrance tunnel forks off vertically from another tunnel, which leads on, sloping downwards slightly (see fig. 1).



*Fig. 2.* Mole hill with artifical (?) hole in the locking earth plug

## Discussion of some previous statements on Chrysospalax trevelyani biology

The only known description of *Chrysospalax trevelyani* behaviour is given by ROBERTS (1951), who writes that "it seems to be adapted to living upon the giant worms (*Microchaetus*), which occurs in the Eastern Cape Province, but requires the shelter of the forests for its protection, as it is in the habit of searching for its prey upon the surface. Like *Bematiscus* it appears to live in old mounds, where there are chambers and passages to allow of its escape in the event of intrusion by enemies; such a mound I have seen at Pirie and cut across the mound". We note that after the sentence dealing with the "searching upon the surface" ROBERTS brings in *Bematiscus* (= *Chrysospalax villosus*) into the discussion, whose activity above ground ("turning up the surface soil like miniature pigs in the immediate vicinity of the holes from which they emerged") he claims to have seen himself. It is obvious, however, that ROBERTS lays no claim to having seen *Chrysospalax trevelyani* above ground, nor does he mention anyone who has ever done so. In an earlier paper (ROBERTS 1913) he claims that *Chrysospalax pratensis* spec. nov. "at night after rains . . . roots about on the surface of the ground after the fashion of pigs". Here we find the same words for the first time, be they merely assumptions, quoted reports or his own observations.

I maintain, therefore, that it has not yet been proven that *Chrysospalax trevelyani* seeks its prey on the ground surface – all the more so since I was not able to find any signs or traces of this peculiar behaviour pattern while I was studying a large number of mounds in Pirie Forest as well as in the dense and wet lowland vegetation near Maden Lake. As utated before, these mounds were very often situated very close to *Microchaetus* excrements, but never was there the slightest trace of the soil having been turned up in the way pigs do.

This confused speculation on the similar actions of different species is not made any

clearer by the fact that ELLERMAN et al. (1953), MEESTER (1968) and SIMONETTA (1968) agree that *Chrysospalax villosus* is merely a synonym for *Bematiscus*, as also WALKER (1975) accepted.

Until better proof is found, I regret to say that I rather assume that ROBERTS extended the behaviour patterns of *Bematiscus* and possibly also those of *Chrysospalax pratensis*, spec. nov., which were possibly well known to him, and applied them erraneously to *Chrysospalax trevelyani*.

WALKER (1975) merely repeats what ROBERTS (1951) probably only suspected, but adds the very interesting statements that *Chrysospalax trevelyani* not only in all probability hibernates in winter, but is also able to swim across a stream to escape from danger. I was not able to find any trustworthy source for these statements.

## Range of Chrysospalax trevelyani according to the available museum specimens

In all I collected data of 100 specimens, of which I myself saw 56: In the Kaffrarian Museum, King William's Town, I was fortunate to find the impressive number of 41 skins. In addition I also found there a skin of *Amblysomus hottentottus*, which is also native to the King William's Town (KWT) district. This proves that this much smaller mammal is sympatric with *Chrysospalax trevelyani*, as also was stated by ROBERTS (1951).

I also was allowed to study the collection of *Chrysospalax trevelyani* skins in the Transvaal Museum, Pretoria, as well as in the private collection of Prof. Dr. Dr. h. c. STARCK in Frankfurt/German Federal Republic. Furthermore, I was honoured to receive the cooperation of the South African Museum, Cape Town, where I had the opportunity to study the list and some interesting items of the collection. The Museum für Naturkunde, Humboldt Universität Berlin German Democratic Republic, gave me the details of their specimens, as also the British Museum (Natural History), London, The University Museum of Zoology, Cambridge, England, The American Museum of Natural History, New York, and the Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass./USA.

In addition, in literature there are mentioned 29 more specimens (GÜNTHER 1875; BROOM 1907; ROBERTS 1913). Since these authors did not indicate register numbers, probably some of these specimens are now included in the cited collections. Regarding some parallels in locality items, most of these specimens dealt with by BROOM (1907) seem to be now in the South African Museum's collection. However, BROOM mentioned 6 specimens more than today present in the said museum, among which 3 are from Port St. Johns and 3 from Entafufu (= Ntafufu), near Port St. Johns.

The holotypus was brought to GÜNTHER (1875) from Pirie Forest. BROOM (1907) indicates the provenance of the specimens he knew about in his days as follows: 15 specimens from Port St. Johns, Pondoland; 3 specimens from Entafufu; 1 from Bashei (= Bashee) River, Transkei; 1 from Ladysmith, Natal.

This last mentioned specimen, however, already presented to the South African Museum in 1889, seems to be dubious: If it really was found in Natal, it would mean that the range of *Chrysospalax trevelyani* was far greater in the last century at least than it has been within the last few decades. According to MEESTER (pers. comm.), *Chrysospalax trevelyani* could have been and probably was more widespread, but it is dubious whether Ladysmith ever was forest or whether the species ever occured there. It easily could have been a misidentification for *Chrysospalax villosus*, which is more widespread, although scarce, and does occur in grassland.

Table 1 shows the localities of those specimens I was able to see myself or which I was able to locate by letters. The skins and/or skulls are not listed according to their museum register numbers, but according to their date of capture or delivery to the musea. By that, their relative abundance in certain years is indicated, but I want to emphasize that this can be caused

*Table 1*

**Particulars of museum or collection specimens**

| Register number | Sex, if known | Locality of collection | Collector, or donor, if known | Collecting date or arrival in the collection |
|---|---|---|---|---|
| | | A. Kaffrarian Museum, King William's Town | | |
| 810 | ♂ | Port St. Johns | – | 24.11.1902 |
| 794 | ♂ | Pirie Forest | – | ? ? 1921 |
| 812 | ♂ | Port St. Johns | – | 28.08.1922 |
| 811 | ♂ | Port St. Johns | – | 19.09.1922 |
| 793 | – | Pirie | – | 12.12.1931 |
| 807 | – | East London | – | 11.05.1933 |
| 802 | ♂ | Blaney, C.P. | – | 5.10.1933 |
| 804 | ♀ | Kei Road | – | 26.10.1933 |
| 792 | ♂ | Pirie | – | 27.10.1933 |
| 805 | ♀ | Kei Road | – | 11.10.1934 |
| 808 | – | E.L. (= East London) | – | 6.01.1938 |
| 798 | – | Pirie | – | 13.01.1940 |
| 803 | ♀ | Gray's Halt (Amabele) | – | 17.04.1940 |
| 809 | – | E. L. | – | 1.05.1940 |
| 1555 | ♀ | Frankfurt | – | 20.01.1944 |
| 8971 | ♀ | Macleantown | – | 28.01.1945 |
| 12713 | ♀ | Frankfurt | – | 20.10.1947 |
| 18232 | ♀ | Pirie | – | 30.12.1954 |
| 476 | ♀ | Cintzo East, E.L.[1] | – | 31.01.1957 |
| 549 | ♂ | Nahoon, E. L. | – | 1.03.1957 |
| 584 | ♀ | Gonubie Park | – | 18.11.1957 |
| 585 | ♂ | Pirie | – | 21.11.1957 |
| 18479 | ♀ | King William's Town | – | 5.12.1957 |
| 19481 | ♂ | Pirie | – | 20.12.1957 |
| 806 | ♂ | Kei Road | – | 13.01.1958 |
| 19158 | – | Pirie Trout Hatchery[2] | – | ? 9.1958 |
| 639 | ♂ | East London | – | 26.01.1959 |
| 18539 | ♀ | Pirie | – | 29.01.1959 |
| 18548 | ♂ | Pirie | – | 13.02.1959 |
| 714 | ♂ | Haga Haga, Komqha District | – | 19.01.1962 |
| 18956 | ♂ | „Emtalemi", Kei Road | – | 1.04.1964 |
| 658 | ♀ | Greenfields, E. L. | – | 4.11.1969 |
| 188 | – | Selbourne Lawn, E. L. | – | ? |
| 835 | – | Gonubie, East London | – | ? |
| 126 | ♀ | ? | – | ? |
| KM 20617 | – | ? | – | ? |
| 18531 | ♀ | between King William's Town and Peelton | – | ? |
| 797 | – | Pirie | – | ? |
| 796 | – | Pirie | – | ? |
| 714 | – | The Hogsback | – | ? |
| | | B. Transvaal Museum, Pretoria | | |
| – | – | Port St. Johns, 3129 Da[3] | – | 1897 |
| – | – | Pirie Forest, 3727 Cd[4] | – | 1898 |
| – | – | Pondoland, 3129 Da[3] | – | 1907 |
| – | – | Port St. Johns, 3129 Da[3] | – | 1908 |
| – | – | Port St. Johns, 3129 Da[3] | – | 1910 |
| – | – | Kei Road, 3727 Cd[4] | – | 1928 |
| – | – | Pirca Bush, KWT, 3727 Cd[4] | – | ? |
| – | – | Port St. Johns, 3129 Da[3] | – | ? |

*Tabelle 1 (continued)*

| Register number | Sex, if known | Locality of collection | Collector, or donor, if known | Collecting date or arrival in the collection |
|---|---|---|---|---|
| | | C. South African Museum, Cape Town | | |
| 34157 | – | Bashee River, Transkei | J. H. Bowker | prob. late 19th century |
| 34156 | – | Ladysmith, Natal | W. Wiltshire | 24.01.1889 |
| 5187 | ♀ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 17.11.1901 |
| 5188 | ♀ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 26.11.1901 |
| 5186 | ♀ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 2.12.1901 |
| 5651 | ♂ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 23.01.1902 |
| 5652 | ♂ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 1.02.1902 |
| 5654 | ♀ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 16.06.1902 |
| 6069 | ♀ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 24.08.1902 |
| 6070 | ♀ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 4.10.1902 |
| 7018 | ♂ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 2.11.1902 |
| 7015 | ♂ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 17.11.1902 |
| 7020 | ♂ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 17.11.1902 |
| 7021 | ♂ | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 17.11.1902 |
| 7022 | – | Port St. Johns, Transkei | G. C. Shortridge | 21.11.1902 |
| | | D. British Museum (Natural History), London | | |
| 76.3.14.2 | – | King William's Town | H. Trevelyan | ? |
| 26.3.24.3 | – | King William's Town | – | ? |
| 77.3.6.2 | – | King William's Town | H. Trevelyan | ? |
| 77.10.12.3 | – | King William's Town | H. Trevelyan | ? |
| 77.10.12.4 | – | King William's Town | H. Trevelyan | ? |
| 98.10.8.1 | ♀ | King William's Town | A. N. Stenning[5] | ? |
| 98.10.8.2 | ♀ | King William's Town | A. N. Stenning | ? |
| 3.6.2.7 | ♂ | Port St. Johns, Pondoland | – | ? |
| 3.6.2.8 | ♀ | Port St. Johns, Pondoland | – | ? |
| 3.6.2.9 | ♀ | Port St. Johns, Pondoland | – | ? |
| 4.6.6.2 | ♂ | W. Pondoland | H. H. Swinney | ? |
| 25.7.9.21 | – | Pirie Forest, King William's Town | G. C. Shortridge | ? |
| 1939.1504 | ♂ | St. Johns, Pondoland | Rothschild bequest | ? |
| 71.1743 | – | St. Johns, Pondoland | Rothschild bequest | ? |
| | | E. University Museum of Zoology, Cambridge, England | | |
| E.5470.A | – | Pirie Bush | de Winton | 1915 |
| E.5470.C | – | Pirie | – | – |
| E.5470.D | – | – | R. Godfrey | 1913 |
| | | F. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge/Mass. | | |
| 21693 | – | King William's Town | G. C. Shortridge | ? |
| 21701 | – | Pirie | R. Godfrey | ? |
| | | G. American Museum of Natural History, New York | | |
| 34647 | ♀ | Pirie Forest | A. N. Stemming[5] | 10.11.1900 |
| 34648 | ♀ | Pirie Forest | A. N. Stemming | 10.11.1900 |
| 89040 | ♀ | Pirie Forest | H. M. Haynes | 31.03.1922 |
| 54365 | – | Port St. Johns | H. H. Swinney | 8.07.1923 |
| | | H. Museum für Naturkunde Berlin, Bereich Zoologisches Museum | | |
| 5426 | ♀ | Südafrika | G. Clayton Sclater | ? |
| 6415 | – | Slopefield | Bachmann | ? |
| 8979 | ♂ | Entafufu, Port St. Johns River, Pondoland | Bachmann | ? |

*Tabelle 1 (continued)*

| Register number | Sex, if known | Locality of collection | Collector, or donor, if known | Collecting date or arrival in the collection |
|---|---|---|---|---|
| 8981 | ♂ | Entafufu, Port St. Johns River, Pondoland | BACHMANN | ? |
| 15286 | – | Pondoland (N'12) (B 563 LH) | – | ? |
| without number | – | – | – | ? |
| | | J. Collection D. STARCK, Frankfurt | | |
| – | – | Pirie Forest | – | ? |
| – | – | Kei Road, near King William's Town | – | ? |
| – | – | King William's Town | – | ? |
| – | – | King William's Town | – | ? |

[1]I am not able to confirm the exactness of the indications on the labels. Especially so, since I cannot decide, whether f. i. an animal labelled with "East London" comes from the city or from the surrounding district. Similar items must be expected for King William's Town and environs. – [2]"Pirie Trout Hatchery" may be included in "Pirie" (Forest). – [3]The specimens from "Pondoland" and "Port St. Johns have exactly the same geographic indications! – [4]The same holds for these from "Pirie Forest" and "Pirca Bush, KWT". – [5]I cannot decide, whether the spelling "Stemming" or "Stenning" is correct. Obviously, as indicated by the identical initials, both spellings refer to one person.

*Table 2*

**Localities and numbers of specimens collected there**

| Locality | number of specimens | Locality | number of specimen | Total |
|---|---|---|---|---|
| Port St. Johns | 26 | King William's Town | 11 | |
| Pirie Forest | 21 | Haga Haga, Komqha District | 1 | |
| Pirie Trout Hatchery | 1 | "Emtalemi", Kei Road | 1 | |
| East London | 5 | Qacu, Stutterheim | 1 | |
| Cintzo East, E. L. | 1 | between KWT and Peelton | 1 | |
| Nahoon, E. L. | 1 | The Hogsback | 1 | |
| Greenfields, E. L. | 1 | Pondoland | 2 | |
| Selbourne Lawn, E. L. | 1 | Pirca Bush, KWT | 1 | |
| Gonubie, E. L. | 1 | Bashee River | 1 | |
| Blaney, C. P. | 1 | Ladysmith | 1 | |
| Kei Road | 5 | W. Pondoland | 1 | |
| Frankfurt | 2 | Slopefield | 1 | |
| Gray's Halt (Amabele) | 2 | Entafufu | 2 | |
| Macleantown | 1 | locality unknown | 5 | |
| Gonubie Park | 1 | | | |
| Total | 70 | | 30 | 100 |

by temporal collecting efforts. The sex ratio of the listed specimens is 25 males, 32 females, and 43 of unknown sex.

The relative density (of the collecting localities and not necessarily of the occurrence!) is shown in table 2. Always taking in consideration the possible zeal of collectors working in certain areas only, it seems that Port St. Johns and environs was the one stronghold of *Chrysospalax trevelyani*, whilst the other was or is the area from around East London going

northwest with the center King William's Town and including the best known habitat, Pirie Forest.

Although it is obvious that the range of *Chrysospalax trevelyani* is not as limited as was previously assumed, its situation is nevertheless precarious and its chances of survival very poor, since the whole range is split up in several isolated localities. Therefore, Broom's opinion (1916) that *Chrysospalax trevelyani* is only known to occur "in a very limited forest near King William's Town" is happily enough out of date.[1] Roberts (1951) already knew of additional findings at Port St. Johns, but never seems to have bothered about determining the actual (proven by collecting) range of the animal. I do agree, however, with his opinion, that *Chrysospalax trevelyani* could be found anywhere in the vicinity of Pirie Forest and Port St. Johns, provided there remain forests large enough to give suitable shelter. Should these forests be cut down, burned, or replaced by *Eucalyptus* plantations that use up far more water than any other types of woods, then *Chrysospalax trevelyani*'s chances of survival are simply nil.

It is a pity that the indications "Pondoland" or even "W. (= West) Pondoland" are so vague, since Pondoland covers the whole northeastern part of the modern Transkei. Therefore, these specimens could extend the animal's range – and our knowledge – very much, but equally just come from Port St. Johns too.

## Fur colour of the examined museum specimens

When studying the colour of the museum specimens, I was astonished to find that nearly all of them were of quite different colours from those mentioned by Broom (1909), who called the typical colour of Pondoland specimens "very dark grey" and some of them "nearly black". Almost all of the 56 skins I saw are of a rather saturated, mostly reddish brown. The colour "grey" only holds true due to lack of overhairs and guardhairs, which results in the underhairs being visible, which is, according to Brunner and Coman (1974) generally of little diagnostic value. The underhair is indeed slate grey in colour, but only in several and by no means in all cases. In some cases the undercoat is yellowish-buff. Some specimens have a general cocoa colour which seems to be the result of the slate grey undercoat forming a kind of shimmer effect. One specimen even showed a mixed colouration, having some overhairs of a greyish colour which contrasted sharply with the rest of the reddish-brown fur.

On the other hand, I cannot accept Roberts' statement (1951) that *Chrysospalax trevelyani* is dark yellowish-brown with a base of greyish-yellow uppermost and an undercoat of (only!) yellow, because the greater number of skins I saw most definitely had a grey undercoat.

Günther (1875) describes the holotypus as having a "deep chocolate-brown colour, with showing a dense whitish underfur . . . in the posterior parts of the abdomen". If we accept all these variations therefore, we seemingly have to refrain from making generalizations with regard to the colour of the undercoat.

Broom, after obtaining more specimens from different localities, thinks it probable that certain local varieties could have been established. Any attempt of associating colour variations with localised habitat, however, would seem to offer scant reward, if we consider the relative paucity of skin samples available for scrutiny. It is known, moreover, that among the better known insectivores at least, litter mates are very often coloured in quite different shades (Poduschka 1974). Attributing differently coloured specimens to distinct local

[1] In this connection I do not understand the same author's remarks in his earlier papers (1907, 1909), when he mentioned himself f. i. "16 specimens from Port St. Johns, Pondoland" – which is more than 200 km away from Pirie Forest! I am afraid that this must be a mistake, when cited otherwise in the paper of 1916.

groups or local sub-races seems, therefore, to be a more than dubious affair. It is also worth considering, that subterranean mammals may show quite unexpected colours caused by an apparent correlation between the heavy metal content of the soil and the colour shade of melanin (PODUSCHKA and NOPP 1978).

There is also an additional problem that occurs when we try comparing the fur colour of *Chrysospalax trevelyani* with the locality in which it is found: This has to do with the imprecise nature of the names of the localities. In table 1 for instance, the locality indicated as "East London", possibly includes the nearby "Nahoon" and "Gonubia" and we are unable to draw any dividing line between them as both, additionally, have the label "E. L." (= East London). Very probably we are meant to take this as the name of the whole district, in which case the name "East London", which stands alone next to 10 other specimens, can only be regarded with scepticism: It seems improbable that all 10 specimens were caught right in the city of East London itself. We have, therefore, to consider the possibility at least, that some to them are only from the surrounding district.

## The survival chances of Chrysospalax trevelyani

This is a tricky theme, which I by no means intend as an attempt at political polemics. As a professional zoologist working in the field as also in preservation of endangered species, I am only interested in scientific research and animal protection. I would be overjoyed, however, if this modest paper could influence the government of those countries where *Chrysospalax trevelyani* still has a chance of survival, into providing aid of a practical nature to South African Mammalogists or Nature Conservationists and thereby ensure protection for this gravely endangered animal.

As can be seen in fig 3, a large part of *Chrysospalax trevelyani*'s range is covered by the sovereign state of Transkei, which was only founded on 26th October 1966. I admit that I am not aware of the state of vegetation in this country before independence, but when I crossed




*Fig. 3.* Range of *Chrysospalax trevelyani*, as indicated by collecting localities. Dotted area: range of successful collecting up to now (Scale 1:730.000)

the Transkei by car exactly two years later I was shocked by the only too obvious scarcity of trees and bushes in most of the countryside I saw. It seemed to have been alarmingly overgrazed – an understandable enough fact when one considers that the Xhosa people are a nation fond of their herds. However, the masses of grazing and browsing animals – especially the goats – make revegetation almost impossible, which deprives *Chrysospalax trevelyani* of any chances of suitable habitat.

I tried hard to obtain maps in the hope of learning from them whether the Transkei still contains any undisturbed woodland areas that might allow *Chrysospalax trevelyani* some chances of survival. Unfortunately, these maps did not arrive, but I was told about some forests which still exist on the coast of the Indian Ocean and are under control of officials of the South African Government. I hope very much that the mentioned woods are not *Eucalyptus* plantations. However, the situation as a whole is such that the remaining patches of forests are so far isolated from one another that in the long run they are practically useless at providing a chance of survival on a far more widespread and extensive habitat to be able to survive. The fact that I did not get exact maps, forces me to fear the worst with regard to the suitable habitat for *Chrysospalax trevelyani* which I had hoped for.

An additional threatening factor are the numerous stray dogs since they are obviously not fed regularely and depend for food upon any prey they can find, thereby minimizing the chances of life for any small animals.

Hitherto, I have only considered that part of *Chrysospalax trevelyani*'s range which is covered by the Transkei. Now, plans also exist to convert another part of the known range of this animal into the new state Ciskei. By so doing, areas will have to be claimed that partly include or are very close to *Chrysospalax trevelyani*'s best known habitat. Should this happen, only a small and narrow corridor will remain for this rare animal, which will not be subjected to general and radical change in the name of economic development. In the long term, however, *Chrysospalax trevelyani* will very probably not be able to survive even in this remaining limited area: Soberminded, we will have to accept that, as everywhere else, also still existing suitable habitat for *Chrysospalax trevelyani* in little bits constantly will be sacrified to new agricultural and settlement plans. It is obvious, therefore, that the Giant Golden Mole will not be able to find a locality where he has a chance for the future, since there is no possibility of shifting the necessary habitat on account of the mentioned limiting the corridor by the bordering states with their different economy.

If nothing is done, if there is no display of public and scientific interest in protection of one of South Africa's rarest and – for the purpose of science – most important animals, then the days of *Chrysospalax trevelyani* are surely numbered. This postulated interest together with the sincere wish for the protection of this animal must come from the present and any future government in order to prevent yet another black spot in the long history of mankind ruthlessly destroying nature and the animals that still exist.

## Acknowledgements

My voyage to South Africa was made possible by a grant from the Fond zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung in Österreich. I am grateful too to Prof. Dr. F. Schaller (University Wien) for encouragement to apply for the said grant, as also to Prof. Dr. Dr. h. c. D. Starck (Frankfurt) for reading the first draft to the manuscript and for advice to improve it, as also to allow me to study his *Chrysospalax* specimens. Equally I have to thank very much the many colleagues I bothered with my inquiries in the field or by letters. They include the Doctores J. A. J. Meester (University of Pietermaritzburg), P. Swanepoel (Kaffrarian Museum, King William's Town), I. L. Rautenbach (Transvaal Museum, Pretoria), S. F. Du Plessis (College of Education for Further Training, Pretoria), M. A. Cluver and N. Hendey (South African Museum, Cape Town), A. Friday (University Museum of Zoology, Cambridge/UK), R. Angermann (Museum für Naturkunde, Berlin/DDR), P. D. Jenkins (British Museum, London), C. F. Koopman (American Museum of Natural History, New York), and J. Kirsch and M. Rutzmoser (Museum of Comparative Zoology, Cambridge/Massachusetts, USA).

Last not least I am especially grateful to my friend G. Williams, M. A., Cantab, who helped by smoothing out the differences between German and English manner of expression.

**Zusammenfassung**

*Bemerkungen über den Riesengoldmull Chrysospalax trevelyani Günther, 1875 (Mammalia: Insectivora) und seine Überlebenschancen*

Im Oktober 1978 fuhr ich in den Pirie Forest, Kapprovinz. Beabsichtigt war das Sammeln biologischer Daten, das Studium des für dieses gefährdete Tier typischen Habitats, sowie die Prüfung der Überlebenschancen auf längere Sicht, da die Ergebnisse einschneidender politischer Veränderungen zu befürchten waren.

Zahlreiche Erdauswurfhügel – auch nahe des Seeufers bei Maden Dam – wurden untersucht und aufgegraben. Sie befinden sich häufig dort, wo es Ansammlungen von frischen Exkrementen großer Regenwürmer (*Microchaetus*) gibt. Die Temperatur in den Gängen liegt überraschenderweise bei nur 13°C. Die Gänge scheinen von den dort häufigen Schakalen (*Canis mesomelas*) und Karakalen (*Felis caracal*) nicht aufgegraben zu werden.

Frühere Literatur wurde kritisch durchgesehen und mußte teilweise als ungenau oder unbewiesen angesehen werden. So konnte z.B. keine Spur von angeblicher Beutesuche ,,in der Art kleiner Schweine" auf der Erdoberfläche gefunden werden.

Eigene Untersuchungen an Museumsbälgen (56) und Angaben über weitere 44 Exemplare ergaben die erstmalige Feststellung des bisher bekannten Verbreitungsgebietes aufgrund der Fundorte.

Die Fellfarbe wurde bei 56 Exemplaren untersucht und in merkwürdigem Gegensatz zu früheren Berichten befunden.

Aufgrund der Verbreitungskarte und der in den letzten 3 Jahren bereits eingetretenen und auch für die nächste Zeit zu erwartenden politischen Veränderungen werden die Überlebenschancen dieses Tieres als äußert trist bezeichnet, umso mehr als das Verbreitungsgebiet bereits in mehrere, weit von einander liegende Areale zerrissen ist.

**References**

Allen, G.M. (1939): A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Zoology, Harvard, **83**.

Broom R. (1907): A Contribution to the Knowledge of the Cape Golden Moles. Trans. S. Afr. Phil. Soc. **18**, 283–311.

— (1909): Some Observations on the Dentition of *Chrysochloris*. Ann. Natal Mus. **2**, 129–139.

— (1915): On the Organ of Jacobson and its Relations in the "Insectivora" – Part II. *Talpa*, *Centetes*, and *Chrysochloris*. Proc. Zool. Soc. **25**, 347–353.

— (1916): On the Structure of the Skull in *Chrysochloris*. Proc. Zool. Soc. **32**, 449–459.

— (1950): Some further Advances in our Knowledge of the Cape Golden Moles. Ann. Transv. Mus. **21**, 234–241.

Brunner, H.; Coman, B. (1974): The Identification of Mammalian Hair. Melbourne: Inkata Press.

Bugge, J. (1972): The Cephalic Arterial System in the Insectivores and the Primates with Special Reference to the Macroscelididea and Tupaioidea and the Insectivore-Primate Boundary. Z. Anat. Entwickl.Gesch. **135**, 279–300.

— (1974): The Cephalic Arterial System in Insectivores, Primates, Rodents and Lagomorphs, with Special Reference to the Systematic Classification. Acta Anat., Suppl. 62 = ad Vol. **87**, 1–159.

Cooper, C.F. (1928): On the Ear Region of Certain of the Chrysochloridae. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. **216**, 265–283.

Dobson, G.E. (1882): A Monograph of the Insectivora, systematic and anatomical. London.

Doran, A.H.G. (1878): Morphology of the Mammalian Ossicula auditus. Trans. Linn. Soc. London, Ser. II, **1**, Part VII. 371–497.

Ellerman, J.R. (1956): The Subterranean Mammals of the World. Trans. Roy. Soc. S. Afr. **35**, 11–20.

—; Morrison-Scott, T.C.S.; Hayman, R.W. (1953): Southern African Mammals 1758 to 1945: a Reclassification. London: British Museum (Nat. Hist.).

Forcart, L. (1942): Beiträge zur Kenntnis der Insectivorenfamilie Chrysochloridae. Rev. Suisse Zool. **49**, 1–6.

Günther, A. (1875): Description of a new Species of *Chrysochloris* from South Africa. Proc. Zool. Soc. London 311–312.

Hickman, G.C. (1979): A Live-trap and Trapping Technique for fossorial Mammals. S. Afr. J. Zool. **14**, 9–12.

Holm, E. (1968): Contribution to the Knowledge of the Biology of the Namib Desert Golden Mole *Eremitalpa granti namibensis* Bauer et Niethammer 1959. Scient. Pap. Namib Desert Res.Stn. **41**, 37–42.

Huet, M. (1885): Note sur une espèce nouvelle de Chrysochlore de la côte du golfe de Guinée. Nouv. arch. Mus. d'Hist. Nat. **2**, 1–16.

Jarvis, J.U.M. (1974): Notes on the golden mole, *Chrysochloris stuhlmanni* Matschie, from the Ruwenzori Mountains, Uganda. E. Afr. Wildl. **12**, 163–166.

JARVIS, J. U. M.; SALE, J. B. (1971): Burrowing and burrow pattern of East-African Mole-rats *Tachyoryctes, Heliophobius* and *Heterocephalus*. J. Zool. London **163**, 451–479.
KAUDERN, W. (1907): Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane bei Insectivoren. Zool. Jb. **24**, 521–552.
KLEIN, H. (1972): Untersuchungen zur Ökologie und zur verhaltens- und stoffwechselphysiologischen Anpassung von *Talpa europaea* (Linné, 1758) an das Mikroklima seines Baues. Z. Säugetierkunde **37**, 16–37.
LECHE, W. (1904): Über den Zahnwechsel bei Säugetieren im erwachsenen Zustand. Zool. Anz. **27**, 219–222.
— (1907): Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. II: Phylogenie. 2. Heft: Die Familien der Centedidae, Solenodontidae und Chrysochloridae. Zoologica, H. 49, 1–156.
McNAB, B. K. (1966): The Metabolism of Fossorial Rodents: A Study of Convergence. Ecology **47**, 712–733.
MEESTER, J. A. J. (1964): Revision of the Chrysochloridae. I. The Desert Golden Mole *Eremitalpa* Roberts. Scient. Pap. Namib. Des. Res. Station No. **26**, 1–8.
— (1968): Lipotyphla: Chrysochloridae. Smithsonian Inst. Preliminary Identification Manual for Afr. Mammals. Part 23.
— (1970): Collecting Small Mammals. Spectrum **8**, 403–408.
— (1972): A new Golden Mole from the Transvaal (Mammalia: Chrysochloridae). Ann. Transvaal Mus. **28**, 35–46.
PARSONS, F. G. (1901): On the Muscles and Joints of the Giant Golden Mole (*Chrysochloris trevelyani*). Proc. Zool. Soc. London **1**, 26–34.
PODUSCHKA, W. (1974): Fortpflanzungseigenheiten und Jungenaufzucht des Großen Igel-Tenrek *Setifer setosus* (Froriep, 1806). Zool. Anz. (Jena) **193**, 145–180.
— (1977): Insectivore Communication. In: How Animals Communicate. (Ed. by T. A. SEBEOK). Bloomington: Indiana University Press. 600–633.
PODUSCHKA, W.; NOPP, H. (1978): Fellfarbänderung gefangengehaltener Mullratten, *Cryptomys hottentottus* (Lesson, 1826). Säugetierk. Mitt. **26**, 275–279.
PUTTICK, G. M.; JARVIS, J. U. M. (1977): The Functional Anatomy of the Neck and Forelimbs of the Cape Golden Mole, *Chrysochloris asiatica* (Lipotyphla: Chrysochloridae). Zool. Afr. **12**, 445–458.
ROBERTS, A. (1913): The Collection of Mammals in the Transvaal Museum Registered up to the 31st March, 1913, with Descriptions of New Species. Ann. Transv. Mus. **4**, 65–107.
— (1923–24): Some Additions to the List of South African Mammals. Ann. Transv. Mus. **10**, 59–76.
— (1951): The Mammals of South Africa. Central New Agency, Cape Town.
SIMONETTA, A. M. (1968): A new Golden Mole from Somalia, with an Appendix on the Taxonomy of the Family Chrysochloridae (Mammalia, Insectivora). Monitore zool. Ital. (N. S.) **2** (Suppl.), 27–55.
STEPHAN, H.; BAUCHOT, R. (1960): Les cerveaux de *Chlorotalpa stuhlmanni* (Matschie) 1894 et de *Chrysochloris asiatica* (Linné) 1758 (Insectivora, Chrysochloridae). Mammalia **24**, 495–510.
STUART, C. T.; LLOYD, P. H. (1978): Preliminary Distribution Maps of Mammals of the Cape Province (Excluding Chiroptera, Cetacea and Carnivora). Research Report: Dept. of Nature and Environmental Conservation: Mammals. 23–141.
WALKER, E. P. (1975): Mammals of the World. 3rd ed. Baltimore, London: J. Hopkins University Press.
WITHERS, P. C. (1978): Bioenergetics of a 'Primitive' Mammal, the Cape Golden Mole. South Afr. J. Science **74**, 347–348.

*Author's address:* Dr. WALTER PODUSCHKA, Research Station for Comparative Insectivorology, Rettichgasse 12, A-1140 Wien

# Ultrastructure of the retina in the shrew (Insectivora: Soricidae)

By G. Grün and K.-H. Schwammberger

*Lehrstuhl für Spezielle Zoologie und Abteilung für Biologie, Ruhr-Universität Bochum*

*Receipt of Ms. 21. 11. 1979*

## Abstract

Studied electron microscopically the retinae of three central European members of the insectivore family Soricidae *(Sorex coronatus, Neomys fodiens, Crocidura russula)*. All three species possess functioning retinae with well developed photoreceptors as well as inner and outer synaptic layers. Rods and cones are present, but in *Crocidura* they are not easily distinguished. In this species and in *Neomys fodiens* a somewhat unusual organization of the receptors inner segment is encountered. In the inner plexiform layer, synapses of both, conventional and ribbon type, are observed in a ratio which is similar to that of other mammals. A slight degeneration seems to occur nonetheless, which affects the receptor cells, and which in *Crocidura* affects the inner plexiform layer as well.

## Introduction

Behavioral studies have drawn attention to the orientation capacities of shrews and other insectivores. These studies and their interpretations (Gould et al. 1964; Grünwald 1969) have been accompanied by the assumption that shrews have reduced sight capacities. Authors experimenting with orientation in this group by means of whiskers or echolocation have been interested in maintaining that shrews are capable of light-dark-seeing only, but they have not given an anatomical or physiological basis for these proposals. Drawing chiefly on behavioral studies which suggest that shrews are able to discern light from darkness, it has been concluded that they cannot perform more complex functions. Furthermore, since their main sense of orientation appears to be based on senses other than vision, it has been concluded that their eyes do not function very well. In striking contrast to this, all investigations on soricid eyes which have been published thus far (Verrier 1935; Schwarz 1935; Kolmer 1936; Cei 1946; Sharma 1958; Sokolova 1965; Rochon-Duvigneaud 1972; Sato 1977) state that they have a well developed retina. No case of degeneration has been encountered within the eight species that have been studied, and a reduction or a developmental arrest has been often explicitly denied. Sharma (1958) after having described the *Suncus* retina, which does not appear to be degenerated, states that the sight in this shrew is very poor; however, he did not give any objective evidence to support this contention. Only Rochon-Duvigneaud (1972) indicated that the smallness of the eye gives rise to reduced acuity. This, however, does not necessarily follow (Rodieck 1973). There is disagreement among morphological investigators in relation to the types of photoreceptors that are present in shrew retinae. Both rods and cones have been found in *Sorex araneus* (Kolmer 1936; Rochon-Duvigneaud 1972), *Crocidura leucodon* (Schwarz 1935) and *Neomys* (then *Crossopus*) *fodiens* (Kolmer 1936). According to the latter author and Schwarz (1935), *Crocidura russula* has rods and cones, while Rochon-Duvigneaud (1972) was unable to find these structures. No cones were found in *Suncus murinus* (Sharma 1958). In *Crocidura suaveolens* (formerly *mimula*; Verrier 1935) and the three species studied by Cei (1946) (*Blarina brevicauda, Chimarrogale himalayca, Anourosorex assamensis*) the photoreceptors have been reported

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0207 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 207–216
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

to represent an intermediate type showing characteristics of both rods and cones. However, it must be mentioned here that the description as well as the pictures of the retina of *C. suaveolens* contain typical rods, a fact which had been already noted by Walls (1963). In *Sorex shinto*, Sato (1977) was not able to distinguish two kinds of receptor cells.

Since it appears that no electron microscopical investigation on the soricid retina has ever been published, the present study was undertaken in order to clarify some of these questions, and to provide an anatomical basis which might or might not correlate with the behavioral findings.

## Materials and methods

*Neomys fodiens, Crocidura russula,* and *Sorex coronatus* have been investigated as representative of the three central european shrew genera. (The latter species had been separated from *S. araneus* as *S. gemellus* by Ott (1968). Recently, Meylan and Hausser (1978) presented compelling evidence that *S. gemellus* is identical to *S. coronatus* Millet, 1828. The objection that *gemellus* is a subspecies of *araneus* (Corbet 1978) does not fit to a biological concept of the species and will not be followed here).

Animals were trapped at different localities in Germany. After removal from the traps, eyes were dissected from the living animals and immersed immediately into cacodylate buffered glutaraldehyde. The retina was excised under the fixing solution, and after various fixation times, pieces of the retina fundus were rinsed in buffer, postfixed in osmic acid and prepared according to usual electron microscopical techniques. The ethanolic-phosphotungstic acid technique of Bloom and Aghajanian (1968) for the identification of synaptic junctions was used on a specimen of *Sorex araneus.*

## Observations

*Photoreceptor cells:* All three species appear to possess both rods and cones (fig. 1a–c; outer segments of the retina were often separated from the rest of the cell in the course of the fixation process; fig. 5). However, the proportions of the two receptor cell types differ between the species, and in different regions of the retina. The highest relative number of cones is found in *Sorex coronatus*, attaining in certain regions a ratio of 2 rods: 1 cone, while in *Neomys* the ratios are between 3:1 and 13:1. The difficulty of identifying, and therefore counting, cones in *Crocidura russula* will be discussed in further sections of this publication.

*Rods:* Rod outer segments (fig. 2a) do not differ from those found in other vertebrates. There is always a ciliary stalk connecting it to the inner segment with a centrosome at its base.

The inner segments, which are always composed of an ellipsoid and a myoid, display species differences. In *Sorex coronatus* the ellipsoid is enlarged in its scleral part and densely filled with mitochondria (fig. 2b). In the fusiform inner segments of *Neomys* and *Crocidura* (fig. 2c, d; 1c) there is a mitochondria-free central region which is surrounded by a peripheral mantle of mitochondria. The central region contains numerous ribosomes and microtubules. The mitochondrial cristae often are arranged in a very orderly manner, similar to outer segment membrane stacks, particularly in *Crocidura.* The myoid contains ribosomes, endoplasmic reticulum (ER), some Golgi bodies, and numerous microtubules, which are arrayed parallel to the long axis of the cell. When it is stretched out, the inner segment becomes pear-shaped, a fact which has been already noted by Schwarz (1935). The inner segments normally are connected to neighbouring cells by desmosome-like junctions.

Rod nuclei are smaller than cone nuclei; they are generally spherical and dark. They are arranged in 4 (*S.c., C.r.*) to 8 (*N.f.*) rows. The nuclear zone is connected to the receptor terminal by a narrow region containing bundles of microtubules. In the receptor terminals (fig. 3a–d) numerous electron dense or lucent synaptic vesicles are encountered with a diameter of about 40 nm.

Synaptic lamellae (ribbons) often are very short. The percentage distribution of synaptic ribbons in *Crocidura* (table 1) indicates that most ribbons in this species are smaller than 250 nm, while in *Sorex* most of the synaptic lamellae are between 50 and 350 nm. In either case,

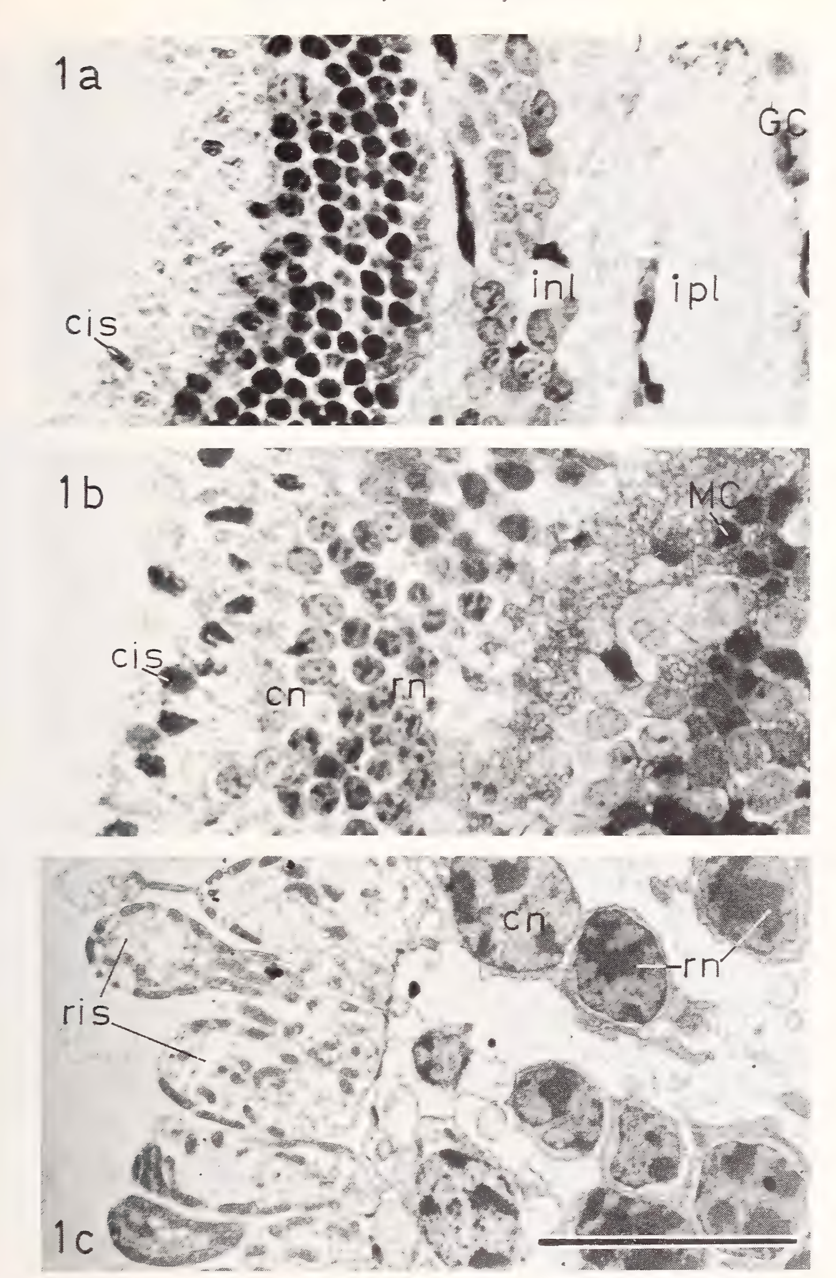



*Fig. 1.* a: *Sorex coronatus* semithin section of the whole retina. All nuclear and synaptic layers appear well developed; the retina is vascularized. Outer segments often are torn off or are not stained. A few cone inner segments (cis) can be discerned. The layer of the large ganglion cells is only one row thick. inl = inner nuclear layer; ipl = inner plexiform layer; GC = ganglion cell (× 1000). – b: *Neomys fodiens* semithin section. Scleral half of the retina is shown. More cone inner segments are found than in the previous figure. Note the large number of Müller cells (MC). cn = cone nucleus; rn = rod nucleus. (× 1000). – c: *Crocidura russula*, ultrathin section through receptor cell layer. An outer segment with ciliary stalk has been preserved in the upper left corner. Note unusual mitochondria arrangement in the ovoid or pear-shaped inner segments (ris). Cone (cn) and rod nuclei (rn) are shown. (Bar 10 $\mu$m)

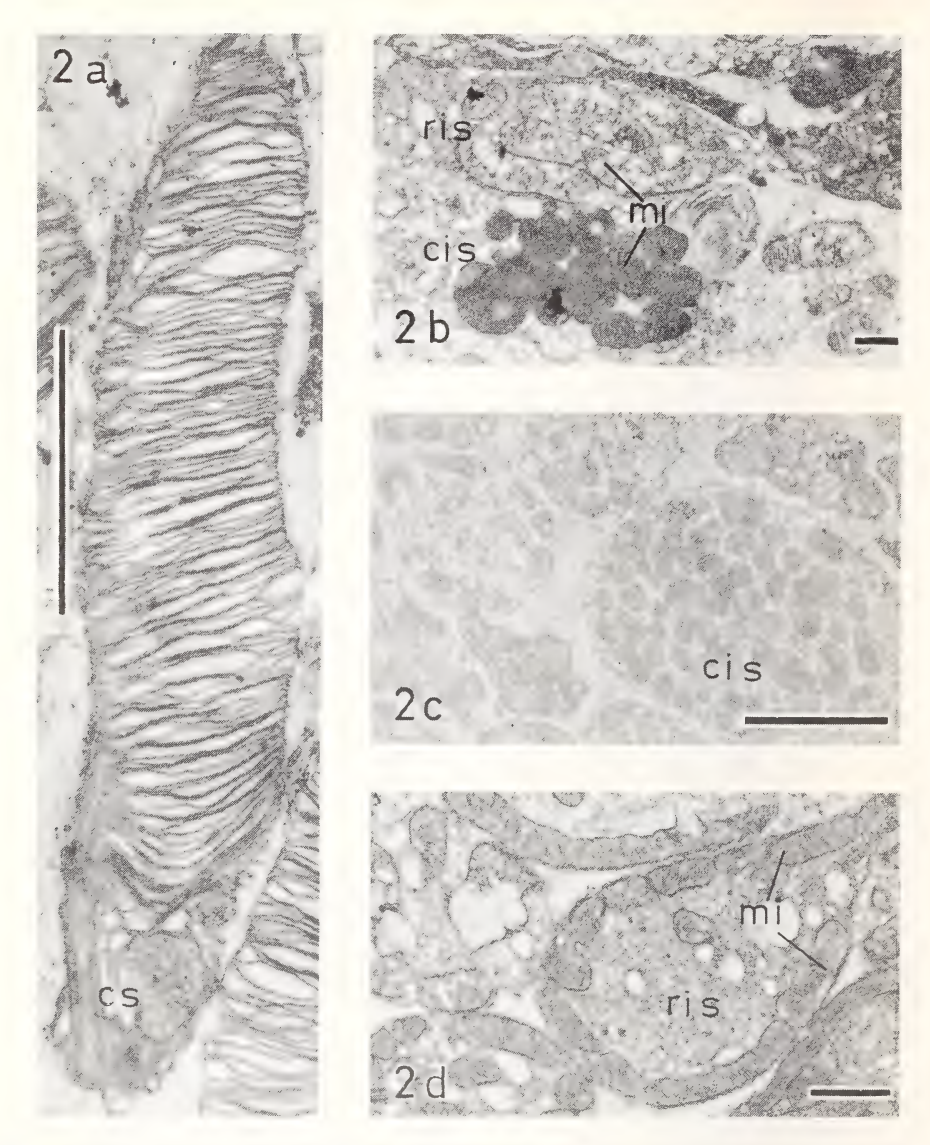



*Fig. 2.* Receptor inner and outer segments (bars 1 μm). a: *S. c.*, rod outer segment showing normally developed membrane stacks, connected to the inner segment by a ciliary stalk (cs). – b: *S. c.*, rod (ris) and cone (cis) inner segments showing light and dark mitochondria (mi) respectively. – c: *N. f.*, cross section through rod and cone inner segments. The cone inner segment (cis) is filled with mitochondria, though not densely, while in the rod inner segments the mitochondria form a mantle layer around a central core. – d: *C. r.*, oblique sections through rod inner segments (ris), showing the peripheral position of the mitochondria (mi)

the long ribbons (up to 1500 nm or more) which are regularly found in other species (Grün 1980) are entirely lacking in the shrew retinae.

Horizontal and bipolar cell dendritic invaginations which may be identified by their triad arrangement sometimes appear filled with electron dense material (fig. 3a). *Neomys* and particularly *Crocidura* seem to possess a reduced number of small, simple invaginations which frequently contain unusual amounts of vesicles or vacuoles.

*Table 1*

**Size distribution of receptor terminal synaptic ribbons in Crocidura and Sorex**

| size classes (nm) | percentage of synaptic ribbons *Crocidura* | *Sorex* |
|---|---|---|
| 50–150 | 28.6 | 16.6 |
| 150–250 | 37.2 | 33.2 |
| 250–350 | 11.5 | 33.2 |
| 350–450 | 14.3 | 8.3 |
| 450–550 | 2.8 | — |
| 550–650 | 4.3 | — |
| 650–750 | — | 8.3 |
| 750–850 | 1.4 | — |

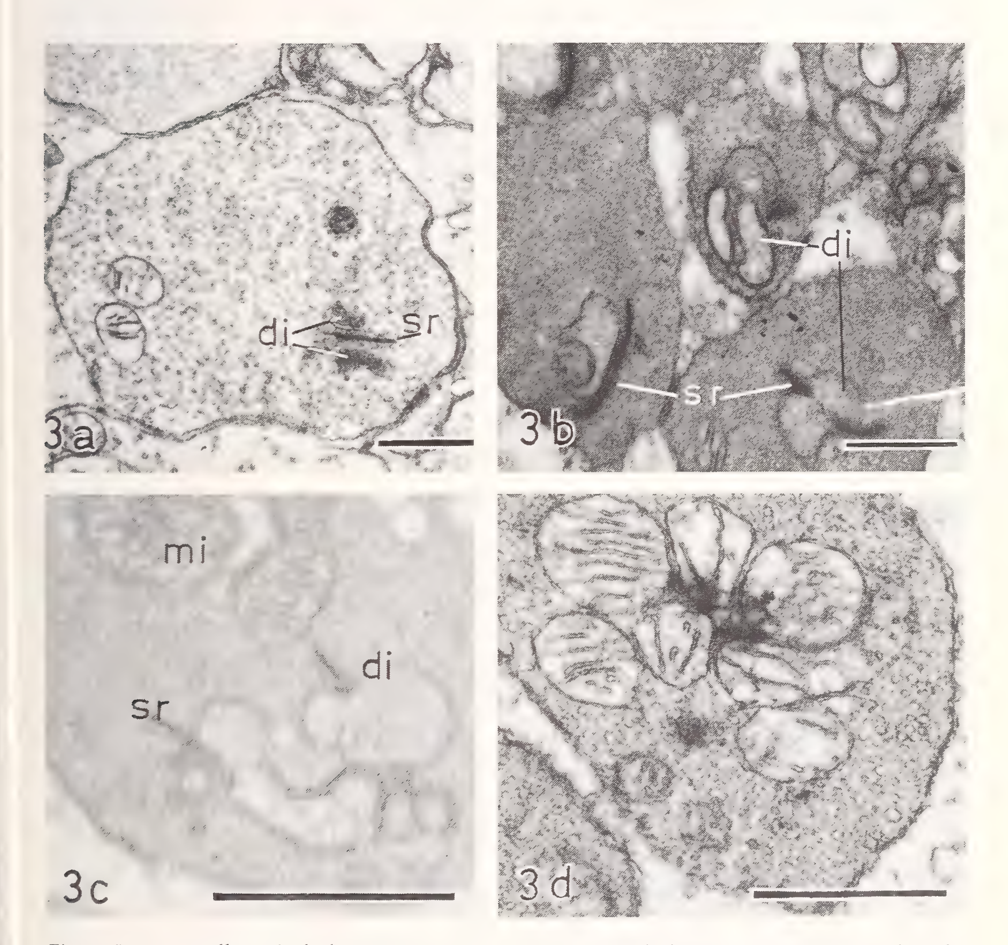



*Fig. 3.* Receptor cell terminals (bars 1 $\mu$m). a: *S. c.*, cone (?) terminal, showing numerous synaptic vesicles, a synaptic ribbon (sr) and dendritic invaginations (di), filled with electron dense material. – b: *N. f.*, cone (?) terminal. Note the vesicular material in the dendritic invaginations. – c: *C. r.*, rod (?) terminal. Note the vesicles in the dendritic invaginations, the short ribbon, and the numerous mitochondria close to the synaptic site. – d: *N. f.*, rod (?) terminal, showing numerous mitochondria (mi)

It is a general feature of mammalian photoreceptor terminals to contain mitochondria; however, the soricids have a striking number of them, displaying up to 60% of the terminal area covered by these organelles which often are located very near to the synaptic sites.

The rod terminal of *Sorex* is rather small, irregularly shaped and dark. In *Neomys* and *Crocidura*, it is light and more spherically shaped.

*Cones:* The structure of cone outer segments does not differ from other vertebrate cones, with exception of the typical cone shape, which was hardly to be found. Most cone outer segments are similar in appearance to short rods.

The inner segment of *Sorex* cones is fusiform, and both the cytoplasm and mitochondria appear dark (fig. 2b), rendering a dark and conspicuous aspect to the inner segment as a whole (fig. 1a, b). In *Neomys* (fig. 2c) the dark mitochondria are dispersed loosely throughout the whole inner segment; these mitochondria are neither densely packed, nor do they form a mantle. The inner segment is cone shaped and more voluminous than in the rods. No myoid region had been encountered. In *Crocidura*, it is very difficult to distinguish two kinds of photoreceptors. While the presence of rods is not subject to any doubt, the existence of cones can only be inferred from the presence of two types of receptor cell nuclei (though the difference is not very conspicuous, in contrast to what is found in *Sorex* and *Neomys*), from the existence of short outer segments, and from some single receptors which display dark staining of cytoplasm and mitochondria and lack a myoid. The combination of these evidences speaks in favour of the presence of cones (see fig. 5). The terminals of these cones are wholly like that of rods.

Synaptic vesicle numbers or diameters do not reveal any differences between receptor types or species.

*Outer plexiform layer:* In *Sorex* and *Neomys*, this relatively thick layer is formed by well-developed neuronal processes containing neurotubules and neurofilaments. The outer plexiform layer of *Crocidura* is somewhat reduced in thickness and neuronal processes are not clearly identified as being axons or dendrites.

*Horizontal cells:* In all three species, these cells and their nuclei are dark and irregularly shaped.

*Intermediate neurons:* This layer, comprising the perikarya of the bipolar cells, amacrine cells, and the non-neural Müller cells, is composed of only a few cell rows. It is always thinner than the layer of receptor cells. The large spherical nuclei of the bipolar cells are surrounded by a rather broad cytoplasmic rim containing many free ribosomes, a small amount of ER, and large mitochondria. The amacrine cells are similar to them, but they appear somewhat darker and their cytoplasmic rim is even more expanded, containing ER and Golgi bodies. The chromatin is more dispersed than in bipolar cell nuclei. The highest proportion of amacrine cells is found in *Neomys*; in *Crocidura* it is low.

The nuclei of the glial Müller cells (fig. 1b) are found in the intermediate neuron layer; their processes protrude sclerad as well as into the inner plexiform layer. These processes and the perinuclear cytoplasm are very dark, which is at least partly due to the presence of glycogen granules. The darkly stained and irregularly shaped Müller cells are very conspicuous, and often are found to form regional clusters.

*Inner plexiform layer:* This layer is well developed in *Sorex* and *Neomys*, with numerous axons, axon terminals, and dendrites. Within the terminals, synaptic vesicles occur dispersed or clustered near to a synaptic junction (fig. 4a, b, c, e). Dense core vesicles are found regularly, though not in large numbers (fig. 4b, e). The specific structure of synaptic junctions as revealed by the E-PTA technique has been studied in *Sorex araneus*, a species closely related to *S. coronatus* (fig. 4f), and in *Crocidura*. In either species, a typical conventional synapse is found, which is composed of a presynaptic density, cleft densities and postsynaptic dense

projections. Bipolar cell terminals are identifiable by a typical synaptic ribbon (fig. 4b, c), normally connected to a synaptic dyad composed of an amacrine cell and a ganglion cell dendrite (Dowling and Boycott 1967). Figure 4d shows two ribbon junctions onto a common postsynaptic amacrine cell. Reciprocal synapses have been found (fig. 4c), but no serial synapses. Multivesicular bodies are very conspicuous enclosing 3 to 5 vesicles. Axons contain neurotubules, neurofilaments and axonal synapses. Dendrites are generally very large.

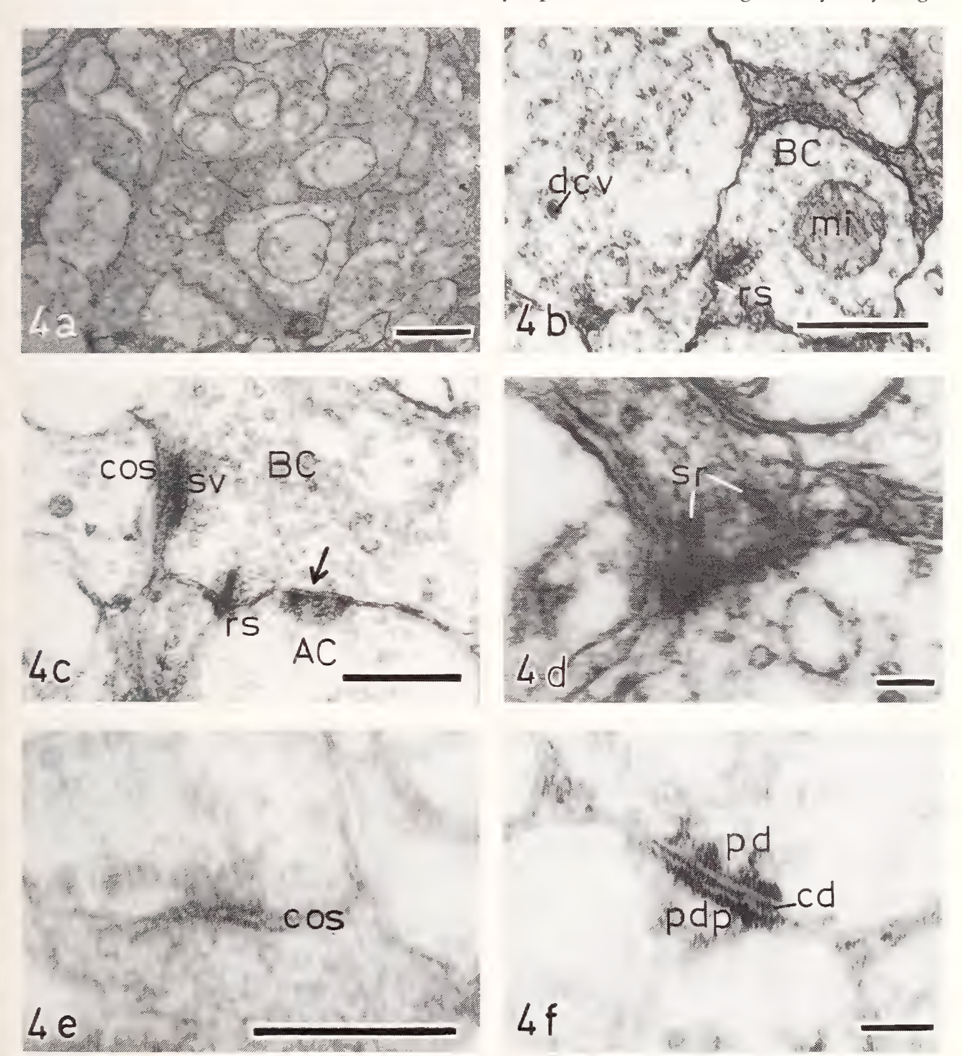



*Fig. 4.* Innerplexiform layer. a: *C. r.*, Though the synapse layer appears by no means degenerated, there are relatively few synaptic junctions. Note the large mitochondria. (Bar 1 µm). – b: *N. f.*, bipolar cell terminals (BC), showing dense core vesicles (dcv) and a ribbon synapse (rs). (Bar 0.5 µm). – c: *S. c.*, bipolar cell terminal, making a conventional synapse (cos) and a ribbon synapse onto a ganglion cell dendrite as well as an amacrine cell (AC), from which it receives a reciprocal synapse (arrow). sv = synaptic vesicles (Bar 0.5 µm). – d: *S. c.*, bipolar cell making two ribbon synapses onto a common postsynaptic cell. (Bar 0.1 µm) – e: *C. r.*, conventional synapse (cos) with synaptic vesicle cluster in contact to the junction, and a dense core vesicle. (Bar 0.5 µm). – f: *Sorex araneus*, conventional synapse, showing presynaptic densities (pd), cleft densities (cd) and postsynaptic dense projections (pdp). (E-PTA technique; bar 0.1 µm)

*Table 2*

**Number of synaptic junctions and ratio of conventional to ribbon junction in the inner plexiform layer of the species studied**

| | total | conventional | ribbon | conventional / ribbon |
|---|---|---|---|---|
| *Sorex coronatus* | 1.75 | 1.30 | 0.45 | 2.9 |
| *Neomys fodiens* | 2.18 | 1.80 | 0.40 | 4.4 |
| *Crocidura russula* | 2.15 | 1.50 | 0.70 | 2.3 |

Junctions have been counted in the electron microscope over defined areas and computed to 100 $\mu m^2$.

In *Crocidura*, the ratio of terminals to dendrites is low; more terminals with few or no synaptic vesicles are found in this species than in the other two species. The number of mitochondria in axon terminals is rather high, similar to values that have been found in receptor terminals.

Table 2 indicates the number of synaptic junctions as computed for an area of 100 $\mu m^2$. All species, particularly *Sorex coronatus*, are characterized by a low total number of synapses as compared to other vertebrates. *Crocidura russula* displays a high ratio of ribbon (= bipolar cell) synapses while *Neomys,* on the other hand, has the highest ratio of conventional (= amacrine cell) to ribbon synapses.

*Ganglion cells:* These cells possess the largest perikarya with many ribosomes, abundant ER, mitochondria, and Golgi bodies. In all three species, the ganglion cells appear to be highly metabolically active. The size of their perikarya together with the fact that they form only one row (fig. 1a) results in a very high ratio of receptor cells to ganglion cells (10 or 12 : 1 in *Sorex* and *Crocidura*, and up to 13 : 1 in *Neomys*).

## Discussion

The eyes of the three species of central European shrews studied here have well-developed, functioning retinae. Inner as well as outer photoreceptor segments do not show any reductions, as they have been demonstrated, for instance, in cave dwelling animals (Besharse and Brandon 1974). All the structures known to be involved in light reception and impulse transmission have been found. Rods are capable of active stretching movement. The synaptic layers show all features of an active neural tissue. While the number of synaptic junctions in the soricid inner plexiform layer is low in comparison with other vertebrates, the ratio of conventional to ribbon synapses fits well into other mammalian data (Dowling 1968; Dubin 1970; Dubin and Turner 1977), suggesting a normal anatomical organization of the inner plexiform layer. These results confirm the conclusions of Sato (1977), who indicated that the visual system of the soricids is well developed in comparison to that of the fossorial moles.

However, there are signs of slight degenerations, and the degrees of these degenerative changes characterize the three shrew species covered in this survey. In *Sorex*, the principal deviations from the organization of the normal vertebrate retina mainly concern the dendritic invaginations; in *Neomys*, they revolve around the number of inner segment mitochondria, the formation of dendritic invaginations and the number of cones in relation to rods (if one regards the duplex retina as being the original soricid type). *Crocidura* displays additional reductions in the number of intermediate neurons (apparently reducing the number of Müller cells) and in the differentiation of the synaptic layers.

The high proportion of ribbon synapses in *Crocidura russula* corresponds to the reduced

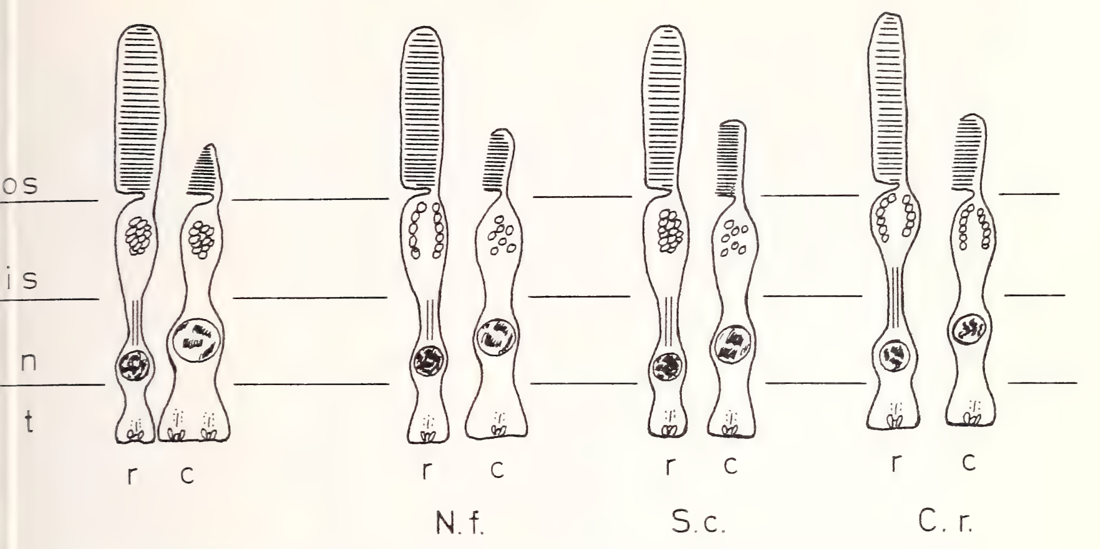



*Fig. 5.* Diagrammatic presentation of rods (r) and cones (c) of *Neomys fodiens (N. f.), Sorex coronatus (S. c.),* and *Crocidura russula (C. r.),* in comparison to typical vertebrate visual cells (left pair). The "cone" of *C. r.* is a hypothetical compilation of several aspects found among the visual cells of this species. Essential differences are found in the structure of the inner segments (is), mainly in the arrangement of the mitochondria, and in the outer segments (os) of the cones. n = nuclear region, including myoids, t = terminal region

number of amacrine cells in this species. Since these cells are mainly involved in lateral connections, the *Crocidura* retina seems to be characterized by a more direct transmission from bipolar to ganglion cells, while *Sorex* – and particularly *Neomys* – might be assumed to contain a higher degree of information processing within the retina. This would certainly result in different visual properties of the retinae (RODIECK 1973).

The soricid retina is a duplex retina which, however, contains a low portion of cones and a reduced number of interneurons and ganglion cells. It has been suggested that these features are characteristic of animals with nocturnal or dawn activity (WALLS 1963). The eyes of these animals are characterized by the ability of rods to migrate, a spherical lens, and a tubular eye shape. These characteristics fit to all three shrews species examined in this survey.

The nature of the photoreceptors in this group has been a matter of some controversy. As has been stated in the introductory section, ROCHON-DUVIGNEAUD (1972) only found rods, SCHWARZ (1935) and KOLMER (1936) reported rods and cones, while VERRIER (1935) only observed cones which seemed to look like rods, which caused her to assume the existence of a single intermediate type of photoreceptor cell. This study presents sufficient, though not compelling, evidence for the existence of two types of receptors, one of which is a rod, while the other one is not easily identified and might reasonably be called a rod-like cone (fig. 5).

This designation would justify the published positions of the authors cited above.

As far as can be judged from an investigation limited to morphological considerations, *Crocidura* seems to have the least developed retina. *Neomys* should be regarded as having characteristics which lie intermediate between the two other species; its high number of large amacrine cells may be an adaptation to aquatic life.

**Acknowledgements**

We would like to thank Miss K. HECKER and Mr. W. GALISCH for providing *Sorex* and *Neomys* specimens, and Mrs. E. BRÜNING for technical assistance.

## Zusammenfassung

*Ultrastruktur der Retina von Spitzmäusen (Insectivora, Soricidae)*

Verhalten und Ökologie legten den Schluß auf eine reduzierte Sehfähigkeit oder mangelnden Gebrauch der Augen nahe. Da bisherige lichtmikroskopische Untersuchungen keine Hinweise darauf erbrachten, wurde an je einem Vertreter der drei einheimischen Gattungen die Ultrastruktur der Retina untersucht. *Sorex coronatus, Crocidura russula* und *Neomys fodiens* besitzen vollständig entwickelte Retinae. Die Rezeptorzellen sind in Zapfen und Stäbchen differenziert, obwohl bei *Crocidura* diese Unterscheidung nicht sehr deutlich ist. Die innere plexiforme Schicht zeigt einen typischen Aufbau und enthält konventionelle und ,,ribbon"-Synapsen. Das Verhältnis dieser Synapsentypen entspricht dem von anderen Säugern bekannten. Leichte Degenerationserscheinungen finden sich in den Rezeptorzellen aller drei Arten, bei *Crocidura* auch in der inneren Synapsenschicht.

Es wird angenommen, daß alle drei Arten voll funktionsfähige Augen haben.

## Literature

Besharse, J. C.; Brandon, R. A. (1974): Postembryonic eye degeneration in the troglobitic salamander *Typhlotriton spelaeus*. J. Morph. **144**, 381–406.

Bloom, F. E.; Aghajanian, G. K. (1968): Fine structural and cytochemical analysis of the staining of synaptic junctions with phosphotungstic acid. J. Ultrastruct. Res. **22**, 361–375.

Cei, G. (1946): Morfologia degli organi della vista negli insettivori. Arch. ital. anat. embriol. **52**, 1–42.

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palearctic region. A taxonomic review. p 1–314. London (Brit. Mus., N. H.); Ithaca: Cornell Univ. Press.

Dowling, J. E. (1968): Synaptic organization of the frog retina: an electron microscopic analysis comparing the retinas of frogs and primates. Proc. Roy. Soc. London B **170**, 205–228.

Dowling, J. E.; Boycott, B. B. (1967): Organization of the primate retina: electron microscopy. Proc. Roy. Soc. London B **166**, 80–111.

Dubin, M. W. (1970): The inner plexiform layer of the vertebrate retina: a quantitative and comparative electron microscopic analysis. J. comp. Neurol. **140**, 479–506.

Dubin, M. W.; Turner, L. (1977): Anatomy of the retina of the mink (*Mustela vison*). J. comp. Neurol. **173**, 275–288.

Gould, E.; Negus, N. C.; Novick, A. (1964): Evidence for echolocation in shrews. J. Exp. Zool. **156**, 19–38.

Grün, G. (1980): Developmental dynamic in synaptic ribbons of retinal receptor cells (*Tilapia, Xenopus*). Cell Tissue Res. **207**, 331–339.

Grünwald, A. (1969): Untersuchungen zur Orientierung der Weißzahnspitzmäuse (Soricidae, Crocidurinae). Z. vgl. Physiol. **65**, 191–217.

Kolmer, W. (1936): Haut und Sinnesorgane, 2ter Teil (Auge). In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Ed. by v. Möllendorff, Berlin: J. Springer. Bd. 3, 2, p 326.

Meylan, A.; Hausser, J. (1978): Le type chromosomique A des *Sorex* du groupe *araneus: Sorex coronatus* Millet 1828 Mammalia, Insectivora) Mammalia **42**, 115–122.

Ott, J. (1968): Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen *Sorex gemellus* sp. n. und *Sorex araneus* L., 1758 in der Schweiz (Mammalia Insectivora). Rev. Suisse Zool. **75**, 53–75.

Rochon-Duvigneaud, A. (1972): L'œil et la vision. In: Traité de Zoologie. Ed. by P. P. Grassé. Paris: Masson et Cie. T. XVI, Fasc. IV, pp. 681 ff.

Rodieck, R. W. (1973): The vertebrate retina. San Francisco: W. H. Freeman and Company. pp. 641 ff.

Sato Y. (1977): Comparative morphology of the visual system of some japanese species of Soricoidea (superfamily) in relation to life habits. J. Hirnforsch. **18**, 531–546.

Schwarz, S. (1935): Über das Mausauge, seine Akkomodation, und über das Spitzmausauge. Jenaer Z. Naturwiss. **70**, 113–158.

Sharma, D. R. (1958): Studies on the anatomy of the indian insectivore, *Suncus murinus*. J. Morph. **102**, 427–554.

Sokolova, Z. A. (1965): Reduction of eye in *Talpa europaea* L. and *Sorex araneus* L. (comparative study). Arkh. Anat. Gistol. Embriol. SSSR **48**, 13–17. (in russ.).

Verrier, M. L. (1935): Les variations morphologiques de la rétine et leurs conséquences physiologiques. A propos de la rétine d'une musaraigne (*Crocidura mimula* Miller). Ann. Sci. Nat. Zool. **18**, 205–216.

Walls, G. L. (1963): The Vertebrate Eye and Its Adaptive Radiation. New York, London: Hafner. p. 685.

*Authors' addresses:* Dr. Gerd Grün, Spezielle Zoologie, Ruhr-Universität Bochum; Karl-Heinz Schwammberger, Abteilung für Biologie, Ruhr-Universität Bochum, Postfach 102148, D-4630 Bochum 1

# Monthly changes in the reproductive organs of female Miniopterus schreibersi natalensis (A. Smith, 1834)

By R. T. F. Bernard

*Department of Zoology, University of Natal, Pietermaritzburg, Republic of South Africa*

*Receipt of Ms. 1. 9. 1979*

### Abstract

Investigated monthly changes in the ovaries, uterine horns and vagina of *Miniopterus schreibersi*. Correlation between these changes is used to suggest that the reproductive cycle of *M. schreibersi* is under typical mammalian hormonal control. The estrous cycle of *M. schreibersi* is described and is characterised by an extended pregnancy/luteal stage, and a short anestrus. The estrous cycle of *M. schreibersi* is compared with those of other vespertilionid bats.

## Introduction

There is considerable literature on the reproduction of vespertilionid bats. Four reproductive strategies have been reported as occurring in the Vespertilionidae. In all members of this family occurring in temperate latitudes, excluding the Miniopterinae, copulation occurs in autumn, spermatozoa are stored over winter, and ovulation and fertilization occur in spring (Reeder 1939, for *Myotis lucifugus*; Kitchener 1975, for *Chalinolobus gouldii*; Kitchener and Halse 1978, for *Eptesicus regulus*). In members of the Miniopterinae from temperate latitudes, copulation and fertilization occur in autumn and embryonic implantation is delayed for a period approximately corresponding to the period of hibernation, (Dwyer 1963; van der Merwe 1977; Wallace 1978, for *Miniopterus schreibersi*; Dwyer 1963, 1968; Richardson 1977, for *M. australis*).

Outside temperate latitudes two further reproductive strategies have been described. Both *Myotis nigricans* (Wilson and Findley 1970) and *Myotis adversus* (Dwyer 1970) are seasonally polyestrus, both producing approximately three litters each year.

In members of the Miniopterinae from tropical latitudes, copulation and fertilization occur approximately synchronously and pregnancy ensues without an intervening period of delayed implantation.

The estrous cycle and associated changes in the reproductive tract have been described for *Myotis lucifugus* (Reeder 1939), *Scotophilus wroughtoni* (Gopalakrishna 1949), *Chalinolobus gouldii* (Kitchener 1975), *Pipistrellus hesperus* (Krutzsch 1975) and *Eptesicus regulus* (Kitchener and Halse 1978).

In this paper the monthly changes in the ovaries, uterine horns and vagina are described and these changes are used to ellucidate the estrous cycle of *Miniopterus schreibersi*.

## Materials and methods

49 adult female *M. schreibersi* were collected from caves in the Natal Midlands (C. 29°S–30°15′S) during 1977. Specimens were collected every two weeks, the average sample size for any two-week period was two.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0217 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 217–224
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Specimens were killed by asphyxiation with carbon dioxide and the female reproductive tract was removed under a dissecting microscope. Tissues were fixed in Bouin's fixative for approximately one week and thereafter stored in 70 per cent alcohol.

Tissues were dehydrated through a graded sequence of alcohols, cleared in toluene and embedded in Paraplast (Sherwood Medical Industries, Inc., St. Louis, Missouri, 63103), and all sections were cut at 5 $\mu$m. All sections were stained with Ehrlich's haematoxylin and counter stained with eosin.

All measurements of reproductive tissues were made with an optical micrometer. Individual follicular diameters were calculated from two measurements made at right angles to each other, so that one measurement always included the largest follicular diameter. Measurements of follicular diameter included the theca folliculi. For the purpose of this study a secondary follicle was defined as a follicle in which the stratum granulosum was comprised of two or more cell layers, but where these cell layers were not interrupted by an antrum. A Graafian follicle was one in which the cell layers of the stratum granulosum were interrupted by an antrum.

Thickness of the vaginal epithelium was measured in approximately 20 places in each bat, and these measurements were used to obtain a mean monthly epithelial thickness. Thickness of the vaginal epithelium was measured from the basement membrane, to the outer cell layer. When a superficial cornfied layer was present it was measured separately.

Thickness of the uterine wall and endometrium was measured in approximately 20 places in each specimen, and these measurements were used to obtain a mean monthly thickness. Thickness of the endometrium was measured from the edge of the lumen to the beginning of the myometrium. Total thickness of the uterine wall was measured from the edge of the lumen to the epithelium lining the outside of the uterine horn.

## Results

### Monthly cycles in the ovary

The ovarian cycle is characterised by two processes; the growth and development of follicles and the atresia of excess follicles. These two processes have been described by VAN DER MERWE (1977) for *M. schreibersi* and by BERNARD (in prep.) for *M. fraterculus*.

An indication of ovarian activity was obtained by measuring the diameters of all secondary and Graafian follicles and calculating mean monthly diameters for these follicles. There were two periods of Graafian follicle production (Fig. 1). The first during March and April resulted in an ovulation, while the second period, from August to December, did not.

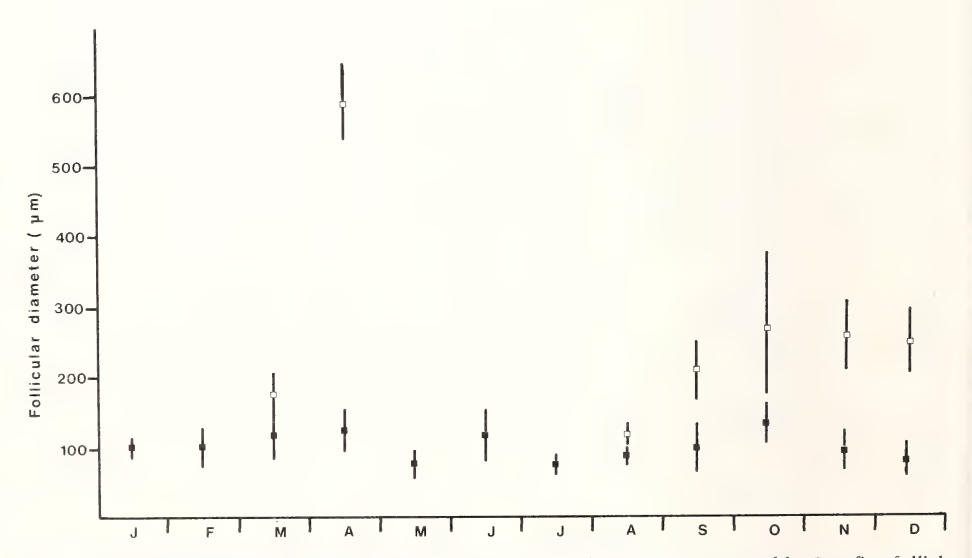



*Fig. 1* Monthly changes in ovarian activity. Open squares indicate mean ($\bar{x}$) monthly Graafian follicle diameters and closed squares indicate mean monthly secondary follicle diameter. Vertical lines indicate $\bar{x} \pm 2SD$

The process of ovulation is followed by the formation of a corpus luteum. An early corpus luteum was seen in the left ovary of a bat collected on 17th April and the last specimen with a corpus luteum was collected on 2nd December, approximately seven and a half months later.

The diameter of the early corpus luteum, from the specimen collected on 17th April was 550 μm, 70 μm smaller than the largest Graafian follicle. The small size of the early corpus luteum was a result of shrinkage and folding of the stratum granulosum. The centre of all early corpora lutea were filled with erythrocytes, leucocytes and fibrous material. The corpus luteum reached its maximum size of 750 μm at the beginning of July and this size was maintained until mid-August (Fig. 2). Between mid-August and December the corpus luteum diameter decreased and from September increasing amounts of fibrous material were present in the centre of the corpus luteum. During the period of corpus luteum growth, prior to implantation, the cells of the interstitial tissue of the ovary were large with clear nuclei, resembling secretory tissue. After August the cells of the corpus luteum were larger than those of the interstitial tissue.

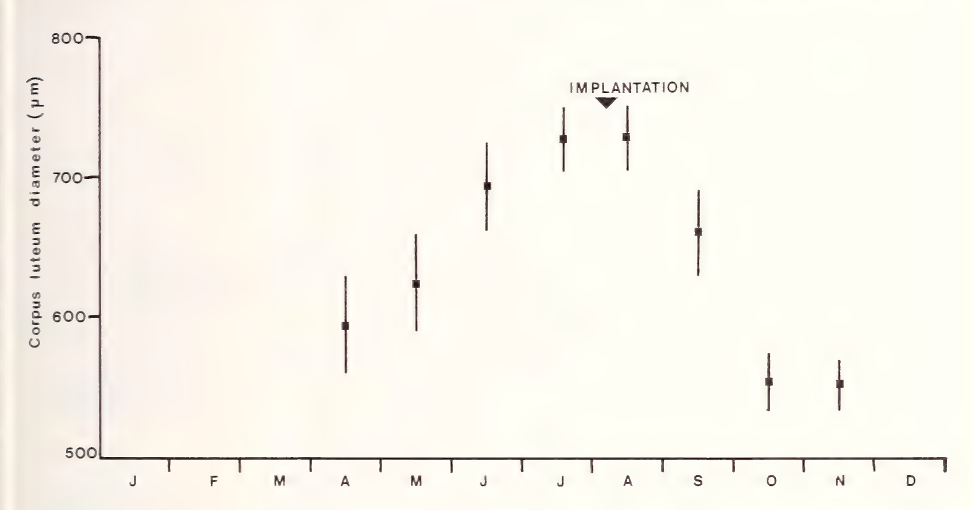



*Fig. 2.* Monthly changes in corpus luteum diameter. Solid squares indicate mean (x̄) monthly diameter and vertical lines x̄ ± 2SD. Approximate date of implantation has been indicated

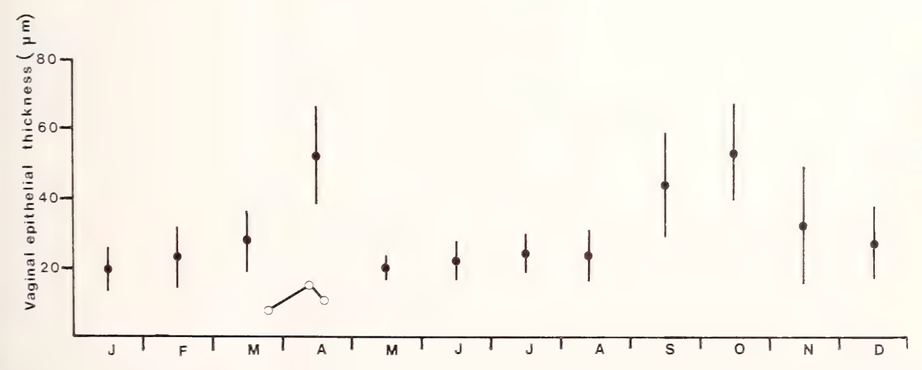



*Fig. 3.* Monthly changes in the thickness of vaginal epithelium. Closed circles indicate mean (x̄) monthly thickness of vaginal epithelium, open cirles, mean monthly thickness of superficial cornified layer. Vertical lines indicate x̄ ± 2SD

Fonda and Peyre (1965) and Peyre and Malarsine (1969) demonstrated the localisation of 5–3$\beta$ hydroxysteroid dehydrogenase in the placental discs of *Miniopterus schreibersi*, suggesting their function in the production of the steroid hormones estrogen and progesterone. Els (1978) has shown that during early pregnancy in *M. schreibersi* the interstitial gland tissue in the ovary is the most active steroidogenic centre in the ovary. The importance of the corpus luteum in *M. schreibersi* for the maintenance of pregnancy must therefore be questioned.

The cells of the corpus luteum of *M. schreibersi* appeared to remain active up to one month prior to parturition, indicating that the placental discs do not completely take over the production of estrogen and progesterone after implantation. From November the nuclei of the luteal cells appeared to shrink, their borders becoming corrugated, the luteal blood supply decreased and the border of the corpus luteum became indistinct.

## Monthly cycles in the vagina

There were two periods of growth of the epithelium in *M. schreibersi*, the first from March to April and the second from August to October (Fig. 3). These periods coincided with the development of Graafian follicles in the ovaries. Between early November and February the vaginal epithelium appeared to be in a resting stage. No mitotic divisions were seen in the stratum germinativum between November and January, but a few were apparent in late February. During this period the epithelium maintained a more or less constant thickness and was comprised of nucleated cells only.

From the beginning of March to mid-April, the stratum germinativum was actively dividing and there was a resultant increase in the mean monthly thickness of the epithelium from 28 $\mu$m in March to 52 $\mu$m in April. During this period the epithelium was comprised of nucleated cells and a few scattered leucocytes. During late March the first superficial layers of cornified cells were present, and by mid-April this layer had reached a maximum thickness of 15 $\mu$m. Delamination of the vaginal epithelium occurred between mid-April and early May.

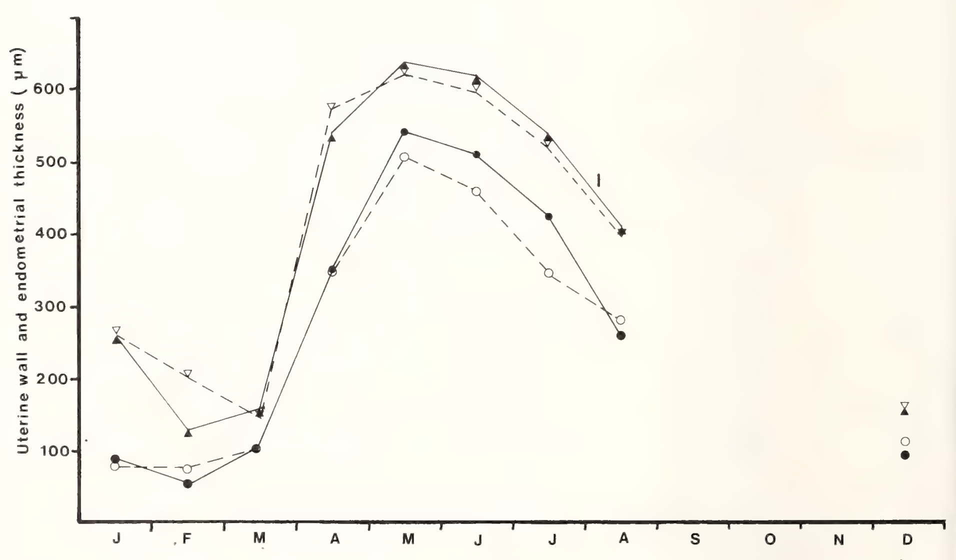



*Fig. 4.* Monthly changes in thickness of uterine wall and endometrium. Triangular symbols indicate mean ($\bar{x}$) monthly thickness of uterine wall, circular symbols, mean monthly thickness of endometrium. Closed symbols are measurements from the right uterine horne, open symbols, of the left uterine horn. Thickness of the myomtrium is approximately represented by the distance between the two sets of lines

Two specimens collected in the first week of May had shed the cornified layer and some of the underlying nucleated cells, so that the epithelium was comprised of approximately three layers of nucleated cells.

Between late May and late August the vaginal epithelium maintained a more of less constant thickness of 22$\mu$m. During this period there were no cell divisions in the stratum germinativum and the epithelium was comprised of nucleated cells only.

From late August to mid-October mitotic divisions were again apparent in the stratum germinativum and there was a resultant increase in epithelial thickness from a monthly mean of 25$\mu$m in August to 53$\mu$m in October. During this period there was no production of cornified layer and the epithelium was comprised of nucleated cells only.

During October and November delamination of the vaginal epithelium occurred again and leucocytes were abundant in the epithelium.

Contents of the vaginal lumen changed with changes in the vaginal epithelium. Nucleated cells were present throughout the year, but were abundant during the two periods of delami-

Autumn | Winter | Spring | Summer
A | S | O | N | D | J | F | M | A | M | J | J

M. lucifugus (Reeder, 1939)

S. wroughtoni (Gopalakrishna, 1949)

equator

M. schreibersi (Present study)

M. fraterculus (Bernard, in prep.)

C. gouldii (Kitchener, 1975)

E. regulus (Kitchener and Halse, 1978)

F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D | J
Autumn | Winter | Spring | Summer

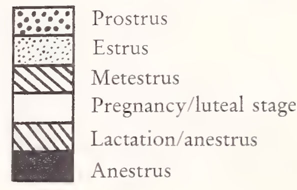



*Fig. 5.* Estrous cycle of six vespertilionid bats. Note the prolonged estrus in *Myotis lucifugus, Chalinglobus gouldii* and *Eptesicus regulus* and the period of anestrus in *Scatophilus wroughtoni, Miniopterus fraterculus* and *Miniopterus schreibersi*

nation. Cornified epithelial cells were present during the second half of April, during the first period of delamination. Leucocytes were present prior to and during the two periods of delamination. Spermatozoa were present in the vagina of three bats collected on 14th April, prior to ovulation.

### Monthly changes in the uterine horns

From late December to mid-March the endometrium appeared to be in a resting stage and there was little change in the uterine dimensions (Fig. 4). The uterine glands were short, straight and few in number.

Between mid-March and mid-May the thickness of the endometrium increased from a mean of 100$\mu$m in March to a mean of 520$\mu$m in May. This increase was partly the result of hyperplasia and hypertrophy of endometrial cells, and partly of an increase in thickness of the myometrium. Figure 4 shows that during this period the proportion of uterine wall thickness, as represented by endometrial thickness, decreased, indicating an increase in myometrial thickness. During this period the uterine glands became elongated and coiled and the sub-mucosa became increasingly vascularised.

Between April and mid-August there was a decrease in the mean monthly endometrial and uterine wall thickness, although during this period the uterine glands became increasingly coiled and numerous, and the sub-mucosa increasingly vascularised.

The epithelium lining the uterine horn lumen was columnar in shape, with clear apical cytoplasm and basal nuclei. After parturition which occurred in early December the lumen of the uterine horns was filled with cellular debris, the result of breakdown of the endometrium.

Spermatozoa were first seen in the uterine horns in April, at the time of ovulation, and last seen in August, four months after fertilization. During this period the spermatozoa were stored in the uterine glands.

### Estrous cycle of M. schreibersi

The estrous cycle, including pregnancy, in eutherian mammals has been divided into five stages: proestrus; estrus; metestrus; pregnancy/luteal stage; and lactation/anestrus. From the study of monthly changes in the reproductive organs of *M. schreibersi* it is possible to recognise these five stages, and in figure 5 the estrous of *M. schreibersi* has been compared with other members of the Vespertilionidae.

The proestrus condition occurred between mid-March and early April, when developing Graafian follicles were present in the ovaries and the vaginal epithelium was undergoing a period of growth.

Estrus occurred in mid-April, when there was a single preovulatory Graafian follicle in the left ovary, a superficial layer of cornified cells on the vaginal epithelium and spermatozoa were present in the vagina.

Estrus was followed by a short of metestrus, during which delamination of the vaginal epithelium occurred and the ovum was present in the oviduct.

The pregnancy of *M. schreibersi* was divided into two stages, approximately four months of delayed implantation and four months of active fetal growth. The period of delayed implantation was characteristic of the luteal stage of most mammlas, the vaginal epithelium was thin, the ovaries contained a single corpus luteum and no Graafian follicles and the endometrium was highly developed. During the period of active fetal growth Graafian follicles were present in the ovaries and the vaginal epithelium underwent a period of growth.

Parturition occurred in early December and was followed by a period of lactation/anestrus. Although lactation lasted until only mid-January, the anestrus condition continued until mid-March. The anestrus condition was characterised by the absence of Graafian follicles from the ovaries, and an undeveloped vaginal epithelium.

## Discussion

The monthly changes in the reproductive organs of *M. schreibersi* are very similar to those of *M. fraterculus* (BERNARD, in prep.), and are essentially similar to those reported for other vespertilionid bats.

A comparison of figures 1, 3 and 4 shows that in the present study the peaks of Graafian follicle development, vaginal epithelium thickness and endometrial development coincide. This correlation would be expected if one could assume that the reproductive cycle of *M. schreibersi* was under typical mammalian hormonal control. WIMSATT (1960) stated that "it appears unlikely that the immediate factors controlling reproductive phenomena of bats differs in fundamental quality from those operative in other mammals, for the reproductive organs of bats respond in the same way to gonadotrophic and sex hormones."

The correlation in the changes reported for the ovary, uterine horn and vagina of *M. schreibersi* make it probable that the hormonal control of reproduction in this species is essentially similar to that ellucidated for other mammals.

MYERS (1977) reported that in four species of vespertilionid bats from Paraguay (*Lasiurus ega, Eptesicus furinalis, Myotis albescens* and *Myotis nigricans*) the corpus luteum reaches its maximum size at the time of implantation and gradually reduces in size towards the time of parturition. While all the above mentioned species do not have an extended pregnancy, in *Miniopterus schreibersi* where the gestation period is extended by a four month period of delayed implantation, the corpus luteum reaches its maximum size also at approximately the time of implantation. In *M. fraterculus*, where the period of delayed implantation is approximately two-and-a-half months, the corpus luteum reaches its maximum size at about the time of implantation (BERNARD, in prep.). The significance of this delayed growth of the corpus luteum in *M. schreibersi*, and also whether delayed implantation causes delayed corpus luteum growth are not known.

It can be seen from figure 5 that there are prominent differences in the estrous cycles of some vespertilionid bats. *Myotis lucifugus, Chalinolobus gouldii* and *Eptesicus regulus* are all from temperate latitudes, they copulate in autumn, store sperm over winter and ovulate in spring. The period from copulation to ovulation has been described as estrus or sub-maximal estrus. In these three species, there is no period of anestrus (Fig. 5), presumably because the extended estrus leaves no time for a reproductively quiescent period. In *Scotophilus wroughtoni* from Bangalore (12°58′N), there is no period of sperm storage, copulation and fertilization occurring in spring. In this species there is a four month anestrus. In *Miniopterus schreibersi*, although pregnancy is extended by four months, there is a two month period of anestrus. In *M. fraterculus,* pregnancy is extended by two-and-a-half months but the period of anestrus is also two months. In *M. fraterculus* proestrus is approximately one-and-a-half months longer than in *M. schreibersi*.

### Acknowledgements

I would like to thank Professor J. MEESTER for critically reading this manuscript and Mrs. D. HAVERLY for typing the manuscript. Financial assistance was received from the C. S. I. R. and the University of Natal Research Committee.

### Zusammenfassung

*Monatliche Veränderungen an den Geschlechtssorganen weiblicher Miniopterus schreibersi natalensis (A. Smith, 1834)*

Im Laufe des Jahres erfahren Vagina und Ovarien von *Miniopterus schreibersi* zwei Aktivitätsperioden. Die erste Periode von März bis April fällt mit der Zeit der Kopulation und der Entwicklung des Endometriums zusammen. Das Corpus luteum ist zur Zeit der Implantation maximal vergrößert, trotz einer Implantationsverzögerung von 4 Monaten. Die Art der Veränderungen in Vagina, Ovarien und Uterushörnern und ihre zeitlichen Beziehungen lassen vermuten, daß die Fortpflanzung bei *Miniopterus schreibersi* in ähnlicher Weise wie bei anderen Säugetieren hormonal gesteuert wird. Der Oestrus-

zyklus von *M. schreibersi* ähnelt sehr dem von *M. fraterculus*. Er ist durch ein langes Trächtigkeitsstadium und das Auftreten eines Anoestrus charakterisiert. Die Periode der Implantationsverzögerung bei *M. schreibersi* ähnelt dem Lutealstadium anderer Säugetiere darin, daß Graafsche Follikel in den Ovarien fehlen und das Epithel der Vagina dann dünn ist. Dagegen entwickeln sich während des Fötalwachstums Graafsche Follikel, und die Dicke des Vaginalepithels nimmt dann zu.

## References


Dwyer, P. D. (1963): The breeding biology of *Miniopterus schreibersi blepotis* (Temminck) (Chiroptera) in north-eastern New South Wales. Aust. J. Zool. **11**, 219–240.

Dwyer, P. D. (1968): The biology, origin, and adaptation of *Miniopterus australis* (Chiroptera) in New South Wales. Aust. J. Zool. **16**, 49–68.

— (1970): Latitude and breeding season in a polyestrous species of *Myotis*. J. Mammalogy **51**, 405–410.

Els, D. A. (1978): Histochemistry of the reproductive tract of *Miniopterus schreibersi*: the ovary. Unpubl. report, Mammal Res. Inst., Pretoria Univ., South Africa.

Fonda, E.; Peyre, A. (1965): Localisation de la 5–3 hydroxystéroidodés-hydrogénase dans le placenta de Minioptère au cours de la gestation. C. r. hebd. Séanc. Acad. Aci., Paris **261**, 2963–2969.

Gopalakrishna, A. (1949): Studies on the embryology of Microchiroptera. Part III. The histological changes in the genital organs and accessory reproductive structures during the sex-cycle of the vespertilionid bat – *Scotophilus wroughtoni* (Thomas). Proc. Ind. Acad. Sci. **30**, 17–46.

Kitchener, D. J. (1975): Reproduction in female Gould's Wattled bat, *Chalinolobus gouldii* (Gray) (Vespertilionidae), in Western Australia. Aust. J. Zool. **23**, 29–42.

Kitchener, D. J.; Halse, S. A.; (1978): Reproduction in female *Eptesicus regulus* (Thomas) (Vespertilionidae) in South-western Australia. Aust. J. Zool. **26**, 257–267.

Krutzsch, P. H. (1975): Reproduction of the Canyon bat, *Pipirtrellus hesperus*, in southwestern United States. Am. J. Anat. **143**, 163–200.

Merwe, M. van der (1977): Reproduction of the Natal Clinging bat, *Miniopterus schreibersi natalensis* (A. Smith, 1834). Unpubl. Ph. D. thesis, Pretoria Univ., South Africa.

Myers, P. (1977): Patterns of reproduction of four species of vespertilionid bats in Paraguay. Univ. Calif. Publ. Zool. **107**, 41 pp.

Peyre, A.; Malarsine, A. (1969): L'équipement stéroidodeshydrogénasique et la fonction endocrine du placenta de Minioptère (Chiroptère). C. r. Séanc. Soc. Biol. **163**, 914–917.

Reeder, E. M. (1939): Cytology of the reproductive tract of the female bat *Myotis lucifugus lucifugus*. J. Morph. **64**, 431–453.

Richardson, E. G. (1977): The biology and evolution of the reproductive cycle of *Miniopterus schreibersi* and *M. australis* (Chiroptera: Vespertilionidae). J. Zool. (Lond.) **183**, 353–375.

Wallace, G. I. (1978): A histological study of the early stages of pregnancy in the bent-winged bat (*Miniopterus schreibersi*) in north-eastern New South Wales, Australia, (30° 27'S). J. Zool. (Lond.) **185**, 519–538.

Wilson, D. E.; Findley, J. S. (1970): Reproductive cycle of a neotropical insectivorous bat, *Myotis nigricans*. Nature **225**, 1155.

Wimsatt, W. A. (1960): Some problems of reproduction in relation to hibernation in bats. Bull. Mus. Comp. Zool. **124**, 249–270.


*Author's address:* Richard T. F. Bernard, Department of Zoology, University of Natal, P. O. Box 375, Pietermaritzburg, Natal, Republic of South Africa

# Activity time in the flying squirrel, Pteromys volans, in central Finland

By T. Törmälä, H. Hokkanen and H. Vuorinen

*Department of Biology, University of Jyväskylä*

*Receipt of Ms. 10. 9. 1979*

## Abstract

Studied the activity time (time spent outside the nesthole) of the flying squirrel, *Pteromys volans*, in central Finland. The recording of activity was performed in natural conditions with wild animals by an automatic system consisting of an electrical clock, a capacitive approach switch, a ciné camera, and a flash unit. The recording continued for three and half years in the main study nest and shorter periods in two other nests.

Five types of activity patterns were found. These and individual and between-year variations in activity time were analyzed using an ecological approach. The total activity time did not follow strictly the length of the night. The male was nocturnal, while lactating female and outdoor active young had in summer also a diurnal component of activity. This was caused by the increased energy demand due to reproduction. From September to April the nocturnal activity was split into two components, which were maximally seven hours apart. Both sexes had an aberrant pattern of activity in spring when displaying.

The ecology of diurnal red squirrel, *Sciurus vulgaris*, and non-obligatorily nocturnal flying squirrel is compared.

## Introduction

Circadian activity patterns, especially those of birds and mammals, have been of great interest recently. All mammals and birds studied so far show seasonal and/or latitudinal variations in parameters characterizing circadian activity rhythms. Endogenous and exogenous factors are known to affect the rhythmic behaviour of animals, but the roles and mechanisms of these remain unclear (Aschoff 1960, 1969; Daan and Aschoff 1975; Brown 1976; Edmunds 1976).

Based on extensive data gathered so far, many theories concerning the timing and duration of activity periods have constructed since Aschoff's and Wever's (1962) synthesis. A mathemathical approach, which assumes the animals respond to the cues from the periodic environment like machines, has revealed some regular features (e.g. Wever 1962–1964).

A vast majority of the studies of animal activity patterns have been carried out in laboratories, where the possibility of controlling and manipulating the periodic environment (e.g. the proportion of light (L) and dark (D) periods as well as light intensity) enables an experimental approach, which has proved very fruitful in testing hypotheses and developing theories (Decoursey 1961; Kramm 1975; Kavanau 1976).

Many studies have also been performed in natural light cycles in order to reveal the normal activity patterns of the species concerned. If, however, the animals are kept in captivity, the results and conclusions derived from this kind of experiments are questionable even if natural ambient temperatures are maintained. As a rule the test animals are provided with an excess of food and water, which is seldom the case in the nature. In addition, the animals are usually caged separately to make the interpretation of the data easier. Individual caging pre-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0225 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 225–234
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

vents the animals from performing many of their natural activities including normal movements, territorial behaviour and social activities in general.

Field studies of mammalian activity patterns encounter many practical difficulties (e. g. LAUFENS 1969, 1973), but only such studies can give a realistic picture of the activity patterns and reveal all factors affecting it. Recent rapid technological developments, e. g. sophisticated telemetry systems, have brought solutions to many of the methodological problems.

The aim of this study was to show the observed seasonal, between-year and individual variations in the activity time of a rodent, *Pteromys volans*, can be explained more soundly by using an ecological approach, than by merely trying to fit the data to different oscillation models. In earlier papers we have described general activity patterns (HOKKANEN et al. 1977) and development of outdoor activity in young flying squirrels (TÖRMÄLÄ et al. 1978).

## Material and methods

The eastern flying squirrel, *P. volans*, which is split into several subspecies, has a very wide distribution in Asia. Outside the USSR, Finland is the only European country where it occurs. Due to its recent decline in abundance in Finland, it has been classified as an endangered species (BORG and MALMSTRÖM 1975).

This study was made with wild animals in natural conditions. Most of the data were collected using an automatic recording system consisting of an electrical clock attached above the entrance of the nest-hole, a capacitive approach switch sensitive to objects approaching at a distance of 3 cm, a ciné camera, and a slash unit. Each record (single super 8-mm colour shot) provided date and time of day when a squirrel came out of or went into the nest. In many cases recognitition of individual squirrels occupying the same nest was possible because of slight differences in appearance.

The main study nest was situated in the rural community of Muurame (62°10′ N, 25°30′ E) in central Finland (see HOKKANEN et al. 1977). Recording was started in November 1974 and continued until March 1978. During this period the main study nest was occupied by at least seven individuals, one of which was an old female who stayed in the nest from the beginning of the study until August 1976.

Activity time here, as well as in our other reports, means the actual time that the squirrels spent outside the nest-hole. This approach is the most convenient for hole-dwelling animals and has previously been widely used (e. g. LAUFENS 1969, 1973, 1975). As KRAMM (1975) points out when the animals are inside the nest, they may be involved in a variety of activities including nursing the young and repairing the nest.

For data processing, the calender year was divided into 37 periods, and means for these ten-day periods were used in analyses of the data and in figures if not otherwise stated. Outdoor visits lasting less than three minutes were not included in the calculations.

Since there were only negligible differences in the activity times of flying squirrels living in the same nest outside the breeding season their mean activity times were used in calculating means for ten-day periods. In summer the activity times of the female and its young were calculated separately.

## Results and discussion

The activity patterns of the American flying squirrel, *Glaucomys volans*, are well known from the extensive studies by DECOURSEY (1959, 1960, 1961, 1972) and DAAN and ASCHOFF (1975). According to these authors, this species, which is taxonomically and ecologically close to *Pteromys volans*, is highly nocturnal, both in its natural habitat and in a variety of artificial LD schedules in the laboratory. OGNEV (1966) reports some cases of diurnal activity in *Pteromys* but regards them to be exceptional.

We could distinquish five types of activity patterns in *Pteromys* (Fig. 1). Type 4 was not mentioned in our earlier report based on fewer observations (HOKKANEN et al. 1977). The most surprising phenomenon was the simultaneous occurrence of nocturnal and diurnal components of activity in the main study nest during the summers of 1975 and 1976 but not in 1977.

On the basis of the records for 1975 we put forward a hypothesis that this exceptional type of activity was a response by the pregnant and lactating female to the increased energy de-

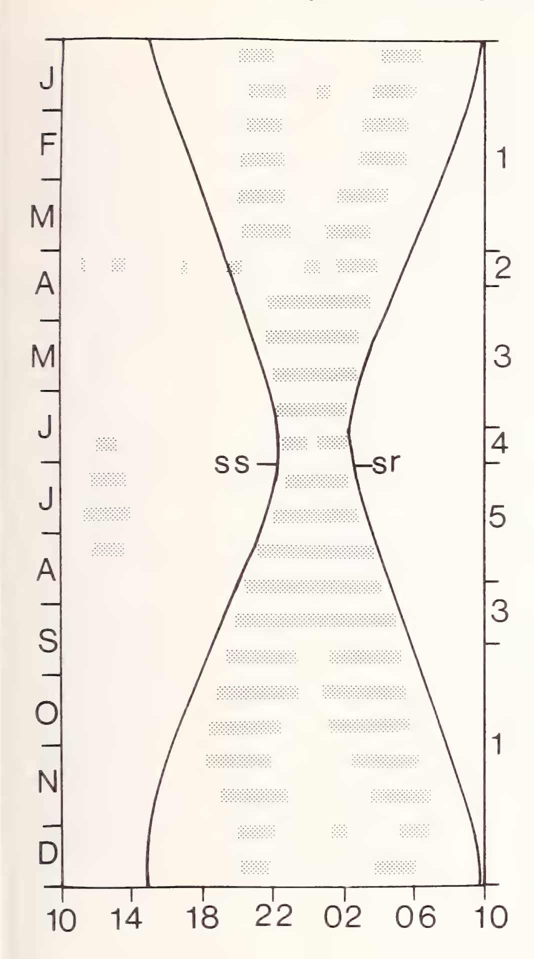



*Fig. 1.* Activity types of the flying squirrel in central Finland. The figure is a generalized model based on the whole material. Type 1: Nocturnal bimodal (occasionally trimodal), Type 2: Aberrant pattern during display, Type 3: Nocturnal unimodal, Type 4: Nocturnal bimodal-diurnal unimodal, in lactating females before the young are active outdoors, Type 5: Nocturnal unimodal-diurnal unimodal, in lactating females and young when the young are active outdoors. The male lack the diurnal component of activity and it is unimodally nocturnal (Type 3) also in summer. ss is time of sunset, sr is time of sunrise

mand, which could not be met during the short northern nights (Hokkanen et al. 1977). According to Kaczmarski (1966), the energy demand of a pregnant and lactating bank vole, *Clethrionomys glareolus*, is increased by an average of 58% compared to a female without young. Energy demand is markedly greater during lactation than during pregnancy (Trojan and Wojciechowski 1967; Myrcha et al. 1969).

According to our field observations, during outdoor activity the female flying squirrels were almost exclusively engaged in browsing the leaves of *Alnus incana* and to lesser extent *Populus tremula* around the main study nest in the summer time, and we assume a high correlation between activity time and energy intake during this period.

The main study nest was occupied in the summer of 1975 by an old female and three young, in 1976 by the same female and two young and in 1977 by a solitary male. In 1976 the young were born approximately one month later than in 1975, judging from the dates of their first emergence outside the nest. The peak activity time in the female occurred in 1976 about one month later than in 1975 and corresponded to the difference in the time of birth of the young (Figs. 2 and 3). The shape of the curves describing the activity times during the summer is strikingly similar in both years despite the different timing. In 1977 the male was strictly nocturnal in the summer and its activity time correlated ($r = .98^{***}$) with the length of the night (defined as the time between sunset and sunrise).

The total activity time of the female for two ten-day periods preceding and for four following the first emergence of the young was 371h in 1975 and 350h in 1976. These values correspond to 6.19 and 5.83h/day respectively. The slightly smaller value in 1976 may be due to the smaller clutch size (2 vs. 3). The activity of the female was 60% higher in 1975 than that of the male in 1977 during the same period (cf. KACZMARSKI 1966). Outside the breeding season we could not observe significant differences between the activity times of the male and the female.

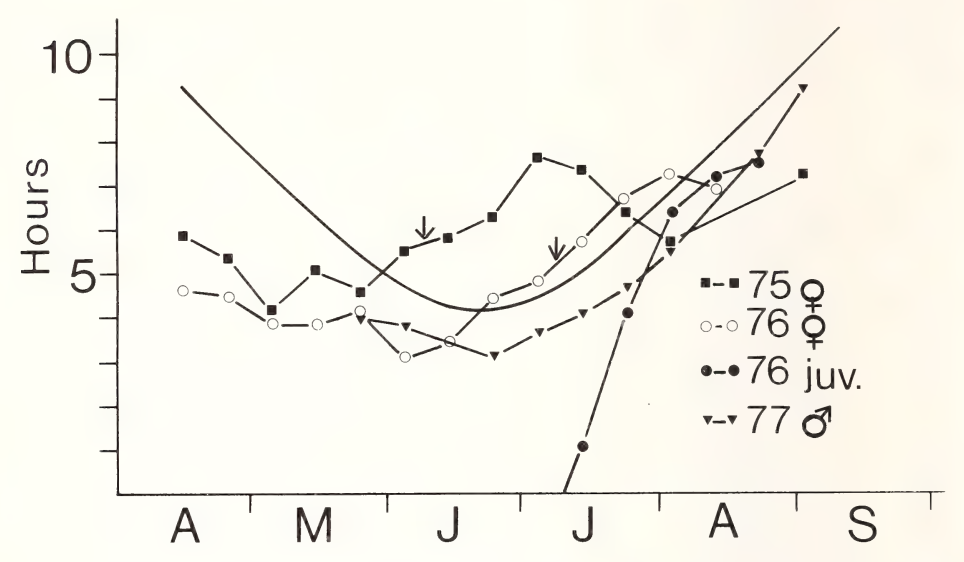



*Fig. 2.* Total activity time in a female (1975 and 1976), a male (1977) and young (1976 juv.) flying squirrels. Arrows indicate the time of the first emergence of the young outside the nest. The solid line indicates length of the night

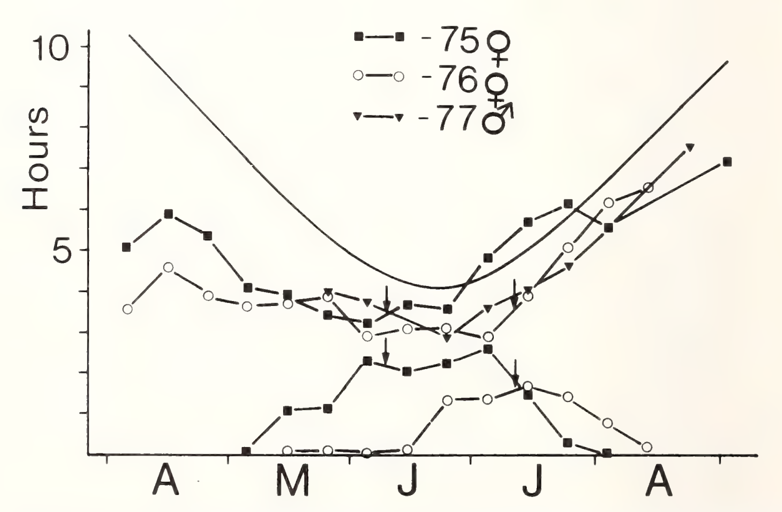



*Fig. 3.* Nocturnal (upper curves) and diurnal (lower curves) components of activity time in a female and a male flying squirrel. Arrows indicate the first emergence of the young outside the nest. The solid line indicates length of the night

Both in 1975 and 1976 the activity (and browsing) time for the female reached a maximum at the end of the lactation period (Fig. 2), agreeing with the results of e.g. KACZMARSKI (1966). The length of lactation period is not known, but when the young first emerged from the nest they were barely halfgrown. During their outdoor active lives they were nursed about 35 days (TÖRMÄLÄ et al. 1978).

One may ask why the activity time of reproducing female was split into nocturnal and diurnal components. During periods of high energy demand it is more economical to feed twice during the 24 h period at intervals of about 12 hours than to extend the nocturnal activity (feeding) time. As a rule the diurnal activity period was shorter than the nocturnal one. On June 19–28, 1975 the daytime activity was maximum (43% of the total activity time). In addition, the capacity of the stomach sets a limit for maximal energy (leaves) intake at a single feeding.

The nocturnal component of outdoor activity was divided into two components in lactating female before the young started to move outside the nest (Type 4 in Fig. 1, see also Fig. 4). At that time the female left the nest three times a day. At the corresponding time the male had nocturnal unimodal type (3) of activity. The return of females to nest sites to lactate has been observed previously in the Natterer's bat, *Myotis nattereri*, by LAUFENS (1973). After nursing the young, the female bats also went out to catch food for the rest of the night.

The diurnal component of activity time during the breeding season has also been observed in predatory mink, *Mustela vison*, (females but not males) in Sweden (GERELL 1969) and in the pygmy owl, *Glaucidium passerinum*, in Finland (MIKKOLA 1970). It is possible that the phenomenon occurs only in high latitudes where the nights are short or lack during the breeding season.

According to GÓRECKI (1977), it is impossible for a female of the common hamster, *Cricetus cricetus*, or other relatively large rodent species with several young to supply all the energy required for maintance and growth by lactation. The flying squirrels also started to browse outside the nest when barely halfgrown, and their activity time reached that of the female in about 35 days (Fig. 2 and TÖRMÄLÄ et al. 1978). We suggested earlier that the curve

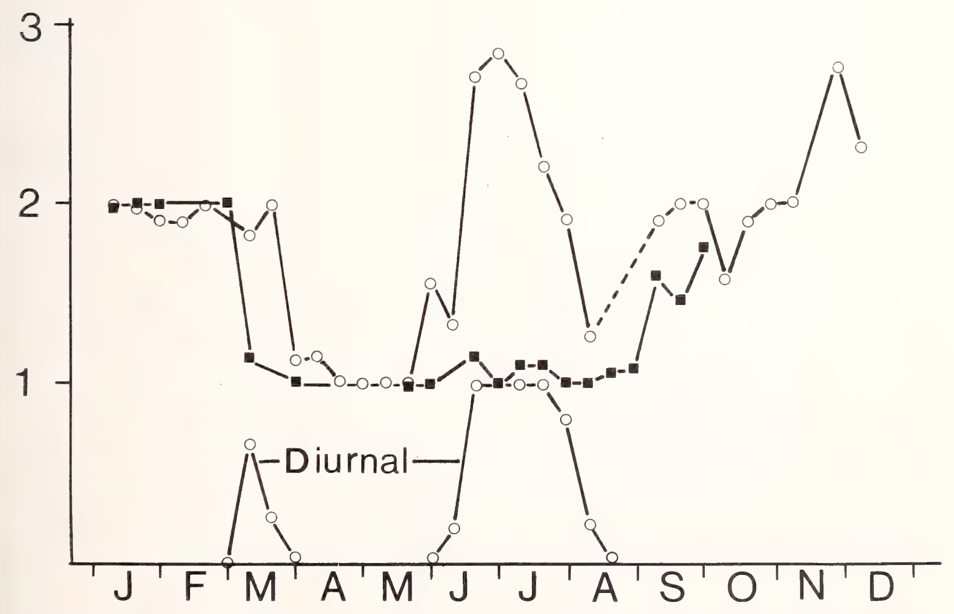



*Fig. 4.* Number of total and diurnal activity periods per 24 h in a male (squares) and a female (circles) flying squirrrel

representing the outdoor activity time of the young as percentage of that of the female is similar or at least proportional to a curve describing the change in proportion of milk and leaves in the nutrition of the young flying squirrels.

During the last days when the female and two young shared the common nest in 1976, the activity time of the young slightly exceeded that of the female. At this time lactation had ceased or was at least negligible, and the energy demand of the growing young was probably greater than that of the old female.

The flying squirrels had a nocturnal component of activity throughout the year (Fig. 1). A positive correlation (r= .36** d. f.=68) existed between the length of night and the nocturnal activity time. A linear regression model, however, explained only 13.2% of the seasonal variation in activity time. Thus in contrast to many earlier results on nocturnal rodents (e. g. DECOURSEY 1972; DAAN and ASCHOFF 1975), the nocturnal activity time did not follow strictly the length of the night (Fig. 5). This may be partly due to differences in methods of data interpretation. We did not use the time between first and last signs of nocturnal activity but the actual time the squirrels spent outside the nest. For example, in December 1976 the 'activity-end-minus-activity-onset method' (DAAN and ASCHOFF 1975) would give 11.24 hours activity time, while our method gives only 4.40 hours, since the squirrel spent 6.84 hours around midnight in the nest.

The nocturnal activity time exceeded the length of the night only in the summer of 1975, when the female bred early. The total activity time differs from the nocturnal activity time (Fig. 5) only during display and in summer in reproducing females (Figs. 1–3).

The nocturnal pattern of activity was unimodal (Type 3) in male from April to September, while the female had a bimodal pattern at the beginning of lactation (Type 4). During the winter half of the year the nocturnal activity was more or less bimodal in both sexes (Figs. 1, 4 and 6). In midwinter the activity was occasionally split into three components (Figs. 1 and 4). The resting time between active periods during the night was about seven hours maximum in midwinter (Fig. 6).

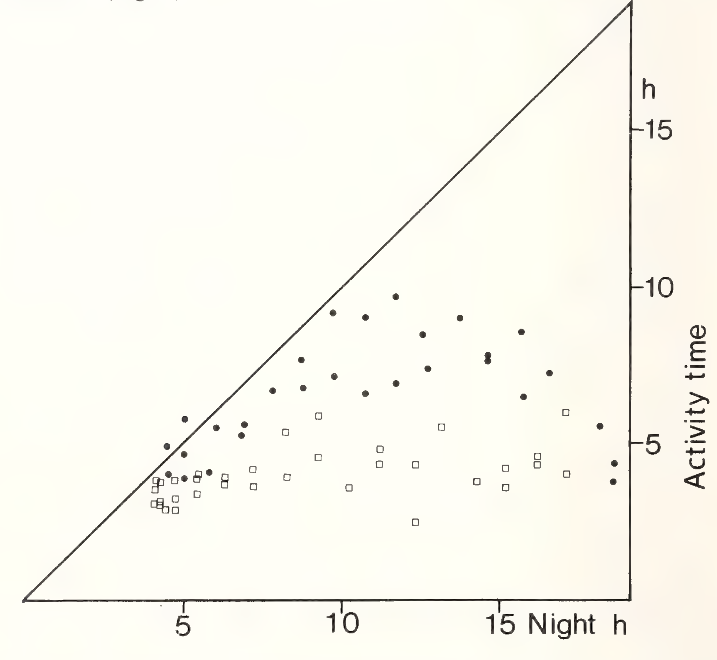



*Fig. 5.* Nocturnal activity time in flying squirrels in relation to the length of the night. Squares refer to spring (January–June) and dots to autumn (July–December) halves of the year

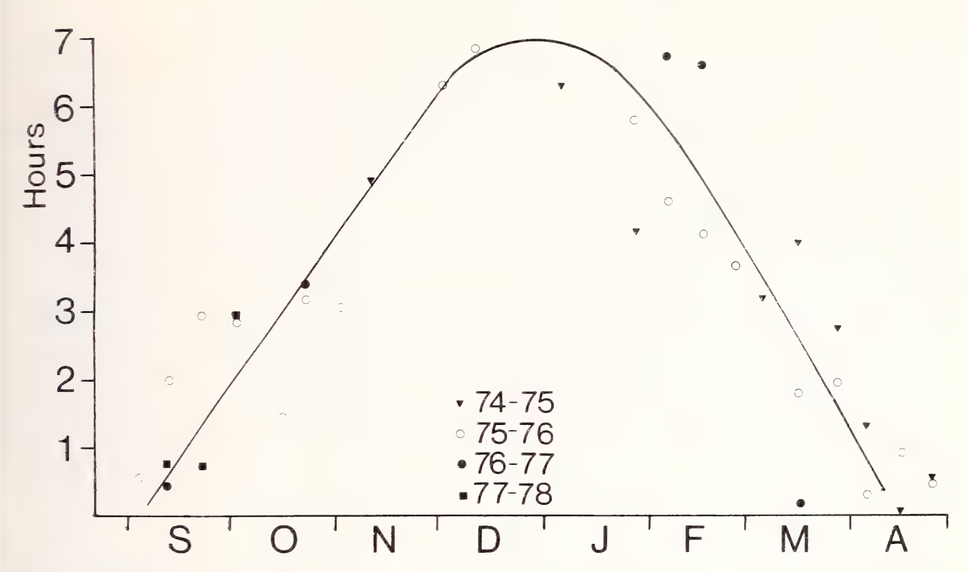



*Fig.* 6. Resting time between the first and second (occasionally third) activity periods during nocturnal bimodal (trimodal) type of activity. Occupation of the main study nest during winter period: 1974–75 a male and a female, 1974–75 a female whole winter and a male until November, 1976–77 the two young born in summer 1976, and 1977–78 1–2 (mainly 2) individuals

The feeding periods interrupted by a resting interval are energetically more useful than one longer feeding period around midnight. The feeding habits of the flying squirrels are not well known. According to SIIVONEN (1972) and SKARÉN (1978), the main winter foods are the catkins of *Alnus* spp. and *Betula* spp. Flying squirrels store these in hollow trees and nest boxes. Of the two components of nocturnal activity the one toward morning was generally longer. The proportion of this morning component (ten-day means) varied from 50.6 to 69.2% ($\bar{x}$ = 58.3%) of the total nocturnal activity. One possible explanation for this may be the gathering of energy for the long resting period. The flying squirrel does not actual gather food into the hole where it spends the inactive period (daytime). The bimodality of activity patterns has been observed in many species (ASCHOFF 1966), e. g. in the diurnal red squirrel, *Sciurus vulgaris* (ZWAHLEN 1975).

At equal photoperiod (length of day) the nocturnal activity time was longer in the autumn than during the spring half of the year (Fig. 5, t= 7.51***, d. f. = 14, paired t-test for pooled data). The same was observed in the golden hamster, *Mesocricetus auratus*, and in the American flying squirrel, *Glaucomys volans* (DAAN and ASCHOFF 1975), but the difference was not as clear as in our material. The reverse has been found in most birds studied. DAAN and ASCHOFF (1975) propose that this is a result of endocrine influence connected with the reproductive state in birds. Because the situation is reversed, the explanation is not valid for e. g. the flying squirrel. One possible ecological explanation for the high autumn activity in the flying squirrel may be the collecting of food for storage, and in addition, repairing and insulating the nest for winter. Due to practical difficulties in studying the species during dark autumn nights, we know little about the time required to collect food for winter storage. Our recording method, however, provided useful information about autumn nest building. Both in 1975 and 1976 lichen (*Usnea* sp.) was first carried into nest in early September and then more intensively in late October. Both sexes carried lichen into the nest-hole, maximally ten times per night.

Figs. 2, 3, 5 and 6 indicate between-year difference in activity patterns of the flying squirrels occupying the main study nest. The year to year variation in spring and summer was

above explained to be due to differences in timing of breeding or due to sex. Variations in autumn and winter may be caused by individual endogenous differences, year to year changes in winter food availability, etc., but our material does not allow further analyses.

An aberrant pattern of activity was observed in March and April 1975 and 1976, when the pair living in the main study nest was active irregularly both during the night and day (Type 2 in Fig. 1). During this period the squirrels most probably engaged in sexual display.

From above we can conclude that variations in the activity time of the flying squirrel in natural conditions cannot be explained simply by changes in the length of the night. The species can be classified in central Finland as mainly, but not obligatorily, a nocturnal mammal.

At high latitudes where the seasonal changes in day length are pronounced, nocturnal and diurnal animals encounter different problems. Overwintering birds, such as tits, and e. g. red squirrels have difficulties gathering enough food during the short day to last the long cold nights. They feed from dawn to dusk during winter days, and two consecutive days of bad weather may be hazardous. During the breeding season, on the other hand, they have a long light time for feeding and gathering food for the young. According to our results, during winter the nocturnal flying squirrels have excess time during the long nights to meet the energy demand required to maintain thermoregulation. For example, in midwinter the flying squirrels spent only about 25% of the dark time outside the nest (Fig. 5).

During the reproductive season the night is not long enough for reproducing flying squirrel females in high latitudes. *Pteromys*, however, can feed in broad daylight but the red squirrel is incapable of gathering food during the winter nights.

Timing and duration of active periods also affect survival via predation. According to KAVANAU's (1976) pioneering studies, the potential pressure of carnivores upon their prey is greatest at twilight, since then the hunting times of nocturnal and diurnal predators overlap. In winter, e. g. the red squirrel is exposed to both nocturnal and diurnal predators while they are outside the nest in twilight and daylight (ZWAHLEN 1975; SIIVONEN 1972). In contrast, the flying squirrel is available only to nocturnal predators during a relatively short time during winter nights. In our study area during the summer the female flying squirrel is active (and potential prey) during the night, twilight and even in broad daylight. *Pteromys* has been found to be summer prey for the great owl, *Bubo bubo* (HUHTALA et al. 1976), the Ural owl, *Strix uralensis* (MIKKOLA and MIKKOLA 1974), and also the diurnal goshawk, *Accipiter gentilis* (SULKAVA 1964).

Based on the above discussion we can assume the evolution of the activity-time strategy of the flying squirrel has mainly been affected by two factors: 1) feeding and food gathering and 2) avoidance of predation. The type of activity found in the flying squirrel results in low mortality during the nonbreeding season compared to diurnal but otherwise ecologically similar species. The nonobligatory nocturnalism enables the species to get enough nutrition to raise moderate sized clutches (1–4 young). The activity-time strategy of the ecologically most similar diurnal species, the red squirrels leads in high winter mortality due to starvation and predation (e. g. PULLIAINEN 1973), while this species has plenty of time during the breeding season to gather food for the reproductive effort. The red squirrel has 1–3 clutches of 3–8 young and shows vigorous fluctuations in abundance (SIIVONEN 1972).

**Acknowledgements**

We are grateful to Professor MIKKO RAATIKAINEN for providing working facilities and for his comments on the manuscript. Our sincere thanks are also due to Dr. EINO ERKINARO and Dr. JUSSI VIITALA for suggestions on the manuscript. Dr. JOANN v. WEISSENBERG kindly revised the English text. The study was financially supported by the Finnish Cultural Foundation.

## Zusammenfassung

*Die Aktivitätszeit des Flughörnchens, Pteromys volans, in Mittel-Finnland*

Die Aktivitätszeit (die Zeit, welche die Tiere außerhalb ihrer Nisthöhle verbringen) des Flughörnchens, *Pteromys volans*, wurde in Mittel-Finnland untersucht. Die Aktivität wurde in der freien Natur an wilden Tieren mit Hilfe eines automatischen Systems registriert, zu welchem ein kapazitiver Annäherungsschalter, eine Elektrouhr, eine Schmalfilmkamera und ein Blitzlichtgerät gehörten. Die Registrierung wurde an dem Hauptuntersuchungsnest dreieinhalb Jahre durchgeführt und an zwei anderen Nestern jeweils kürzere Zeit.

Fünf verschiedene Aktivitätstypen wurden beobachtet. Diese sowie die Schwankungen der Aktivitätszeit zwischen den einzelnen Individuen und Jahren wurden unter Heranziehung von ökologischen Verfahren analysiert. Die Gesamtaktivitätszeit folgte nicht genau der Dauer der Nacht. Das Männchen war nachtaktiv mit Ausnahme der kurzen Paarungszeit (März–April), aber das säugende Weibchen und die Jungen waren außerhalb des Nestes sowohl nacht- wie tagaktiv. Es wird vermutet, daß dies mit dem durch die Fortpflanzung bedingten, gesteigerten Energiebedarf zusammenhängt, der in den kurzen Nächten nicht befriedigt werden kann. Von September bis April war die Nachtaktivität in zwei Komponenten aufgeteilt, zwischen denen eine Ruhezeit von sogar sechs Stunden lag.

Die ökologischen Besonderheiten von tagaktiven Eichhörnchen und Flughörnchen (die mit Ausnahme des säugenden Weibchens und dessen Jungen nachtaktiv sind), werden in den nordischen Breiten miteinander verglichen.

## References

Aschoff, J. (1960): Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spr. Harb. quant. Biol. **25**, 11–28.
— (1966): Circadian activity pattern with two peaks. Ecology **47**, 657–662.
— (1969): Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. Oecologia **3**, 125–165.
Aschoff, J.; Wever, R. (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. J. Ornith. **103**, 2–27.
Brown, F. A. Jr. (1976): Evidence for external timing of biological clocks. In: An introduction to biological rhythms. Ed. by J. D. Palmer. New York, San Fransisco, London: Academic Press. 209–279.
Daan, S.; Aschoff, J. (1975): Circadian rhythms of locomotory activity in captive birds and mammals: Their variation with season and latitude. Oecologia **18**, 269–317.
Decoursey, P. J. (1959): Daily activity rhythms in the flying squirrel, *Glaucomys volans*. Ph. D. Thesis, Univ. of Wisconsin.
— (1960): Phase control of activity in a rodent. Cold. Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25**, 49–55.
— (1961): Effect of light on the circadian rhythm of the flying squirrel, *Glaucomys volans*. Z. vergl. Physiol. **44**, 331–354.
— (1972): LD ratios and the entrainment of circadian activity thythms in a nocturnal and a diurnal rodent. J. comp. Physiol. **78**, 221–235.
Edmunds, L. N. Jr. (1976): Models and mechanisms for endogenous timekeeping. In: An introduction to biological rhythms. Ed. by J. D. Palmer. New York, San Fransisco, London: Academic Press. 280–363.
Gerell, R. (1969): Activity patterns of the mink, *Mustela vison* Schreb in southern Sweden. Oikos **20**, 451–460.
Górecki, A. (1977): Energy glow through the Common Hamster population. Acta Theriol. **22**, 25–66.
Hokkanen, H.; Törmälä, T.; Vuorinen, H. (1977): Seasonal changes in the circadian activity of *Pteromys volans* L. in central Finland. Ann. Zool. Fenn. **14**, 94–97.
Huhtala, K.; Finnlund, M.; Korpimäki, E. (1976): Huuhkajan pesimäaikaisesta ravinnosta Vaasan läänissä. Suomenselän Linnut **11**, 4–13.
Kaczmarski, F. (1966): Bioenergetics of pregnancy and lactation in the bank vole. Acta Theriol. **11**, 409–417.
Kavanau, L. (1976): Animals in a twilight world. New Scientist **78**, 574–576.
Kramm, K. R. (1975): Entrainment of circadian activity rhythms in squirrels. Amer. Natur **109**, 379–389.
Laufens, G. (1969): Untersuchungen zur Aktivitätsperiodik von *Myotis nattereri* (Kuhl, 1818). Proc. 1. Intern. Bat Conf. Lynx **10**, 45–51.
— (1973): Beiträge zur Biologie der Fransenfledermäuse (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818). Z. Säugetierkunde **38**, 1–14.
— (1975): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Haselmäuse (*Muscardinus avellanarius* L.) und Siebenschläfer (*Glis glis* L.). Z. Säugetierkunde **40**, 74–89.
Mikkola, H.; Mikkola, K. (1974): Viirupöllön poikasajan ravinnosta Vilppulassa ja Virroilla. Suomenselän Linnut **9**, 103–107.

Myrcha, A.; Ryszkowski, L.; Walkowa, W. (1969): Bioenergetics of pregnancy and lactation in white mouse. Acta Theriol. **12**, 161–166.
Ognev, S. I. (1966): Mammals of the USSR and adjacent countries. IV. Jerusalem: Israeli Program Scientific transl.
Pulliainen, E. (1973): Winter ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in northeastern Lapland. Ann. Zool. Fenn. **10**, 487–494.
Siivonen, L. (1972): Suomen nisäkkäät 1. Keuruu: Otava.
Skaren, U. (1978): Liito-oravan esiintymisestä ja ravinnosta Pohjois-Savossa. (Summary: The occurrence and winter food of *Pteromys volans* in North Savo). Luonnon Tutkija **82**, 139–140.
Sulkava, S. (1964): Zur Nahrungsbiologie der Habichts, *Accipiter gentilis* (L.). Aquilo Ser. Zool., Tom. **3**, 1–103.
Trojan, P.; Wojciechowska, B. (1967): Resting metabolism rate during pregnancy and lactation in the European Common Vole – *Microtus arvalis* (Pall.). Ekol. Polska **15**, 811–817.
Törmälä, T.; Hokkanen, H.; Vuorinen, H. (1978): Outdoor activity in young flying squirrels, *Pteromys volans* L., in central Finland, Säugetierk. Mitt. **26**, 250–251.
Wever, R. (1962–1964): Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden Periodik (I, II, III). Kybernetik **1**, 139–154; **1**, 213–231; **2**, 127–144.
Zwahlen, R. (1975): Die lokomotorische Aktivität der Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*). Oecologia **22**, 79–98.

*Authors' address:* Phil. lic. Timo Törmälä, Phil. lic Heikki Hokkanen and Mr. Hannu Vuorinen, University of Jyväskylä, Department of Biology, Yliopistonkatu 9, SF – 40100 Jyväskylä 10

# Eine Hypothese zur Evolution microtoider Molaren bei Nagetieren[1]

Von J. Niethammer[2]

*Zoologisches Institut der Universität Bonn*

*Eingang des Ms. 7. 1. 1980*

**Abstract**

*A hypothesis on the evolution of microtoid molars in rodents*

Demonstrated that during chewing in many rodents $M^3$ and $M_1$ are less involved than the other molar teeth. This may be an explanation for the evolution of microtoid molar patterns in which the molar rows are lengthened by an extension of $M^3$ and $M_1$.

Das Backenzahngebiß der Wühlmäuse (Rodentia, Arvicolidae) besteht aus drei Molaren in jedem Kieferast. Die Schmelzschlingenmuster der Kauflächen dieser Molaren sind für die Bestimmung der Arten wichtig. Ihre Variabilität wurde in zahlreichen Arbeiten an inzwischen sehr umfangreichem Material untersucht, für die als Beispiel Angermann (1974) zitiert sei. Dabei fällt auf, daß vor allem $M^3$ und $M^1$ inner- und zwischenartlich besonders große Unterschiede aufweisen können, wogegen die übrigen Zähne nur selten wichtige Kennzeichen liefern. Einen Parallelfall bilden die Ohrenratten (Rodentia, Muridae, Oto-

[1] Ergänzte Fassung eines beim 2. internationalen theriologischen Symposium in Brünn 1978 gehaltenen Vortrages.
[2] Herrn Prof. Dr. Bernhard Rensch zum 80. Geburtstag gewidmet.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0234 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 234–238
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

**Berichtigung zu**

*Zeitschrift für Säugetierkunde Band 45 (1980) Heft 4*
Verlag Paul Parey

Im Beitrag ‚Eine Hypothese zur Evolution microtoider Molaren bei Nagetieren' von J. NIETHAMMER sind 2 Zeilen falsch gesetzt worden. Auf S. 234 muß die 3. Zeile von unten lauten:

tiert sei. Dabei fällt auf, daß vor allem $M^3$ und $M_1$ inner- und zwischenartlich besonders

und auf S. 235 die 2. Zeile von oben:

sonders stark an $M^3$ und $M_1$, sie ist an den übrigen Zähnen relativ konstant (Tab. 1).

myinae). Bei ihnen variiert die Zahl der Schmelzlamellen, die die Backenzähne bilden, besonders stark an $M^3$ und $M_3$, sie ist an den übrigen Zähnen relativ konstant (Tab. 1).

Den strukturellen Besonderheiten entsprechend sind $M^3$ und $M_1$ bei den Arvicoliden wie den Otomyinen auch in der Größe besonders herausgehoben (Abb. 1 M und O, Tab. 2). Sie sind größer als ihr Widerpart im anderen Kieferast. Dies wird nicht durch unterschiedliche

*Tabelle 1*

**Variabilität von Molarenstrukturen bei den Arvicoliden und bei Otomys (Otomyinae)**

Bei den Arvicoliden ist die Anzahl der lingualen Vorsprünge, bei den Otomyinae die Zahl der Lamellen der Molaren angegeben

| | $M^1$ | $M^2$ | $M^3$ | $M_1$ | $M_2$ | $M_3$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Arvicolidae | 3–4 | 2–3 | 1–5 | 4–6 | 3 | 2 |
| Otomyinae | 3 | 2 | 4–10 | 4–7 | 2 | 2 |

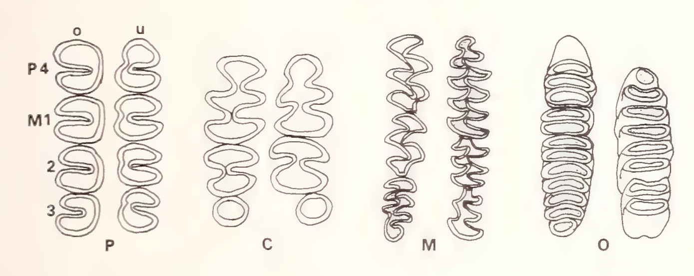



*Abb. 1.* Occlusalansicht der Backenzähne von P = *Pedetes* (Pedetidae), C = *Meriones crassus* (Gerbillidae), M = *Microtus arvalis* (Arvicolidae) und O = *Otomys tropicalis* (Muridae, Otomyinae). o = obere, u = untere Reihe. $M^3$ und $M_1$ an den „microtoiden" Gebissen von *Microtus* und *Otomys* punktiert. Stufen zunehmender Komplikation: Bei *Pedetes* sind alle Zähne gleich. Bei *Meriones* ändern sich Gestalt und Größe von rostral nach caudal, doch ähneln sich obere und untere Reihe. Bei *Microtus* und *Otomys* sind zudem homologe Molaren in Ober- und Unterkiefer verschieden

*Tabelle 2*

**Vergleich homologer Längen an der oberen und der unteren Backenzahnreihe an der Kaufläche**

| Art | n | ZR | M1 | M2 | M3 |
|---|---|---|---|---|---|
| | Arvicolidae | | | | |
| *Microtus arvalis* | 5 | 102 | 74 | 105 | 146 |
| *Microtus agrestis* | 3 | 102 | 79 | 112 | 136 |
| *Microtus pennsylvanicus* | 6 | 100 | 78 | 111 | 143 |
| *Microtus richardsoni* | 2 | 101 | 71 | 109 | 163 |
| *Arvicola terrestris* | 5 | 94 | 80 | 103 | 110 |
| *Clethrionomys glareolus* | 10 | 100 | 84 | 101 | 128 |
| *Lemmus lemmus* | 3 | 100 | 82 | 97 | 137 |
| *Ellobius fuscocapillus* | 3 | 96 | 81 | 116 | 100 |
| | Otomyinae | | | | |
| *Otomys tropicalis* | 2 | 100 | 56 | 85 | 325 |

n = Anzahl vermessener Einzeltiere; ZR = obere Zahnreihe : untere Zahnreihe; M1 = Länge von $M^1$: Länge von $M_1$; entsprechend M2 = $M^2$:$M_2$ und M3 = $M^3$: $M_3$; alle Angaben in %.

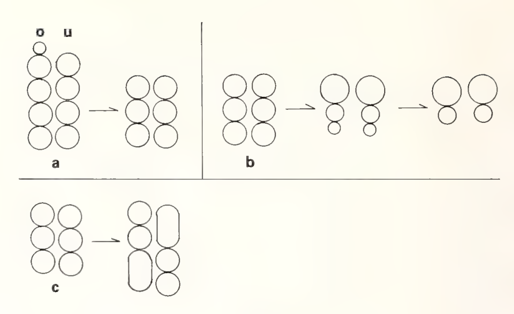



*Abb. 2.* Schemata einiger Evolutionstrends bezüglich der relativen Größe der Backenzähne bei Nagern. a: Abbau der Praemolaren von vorn nach hinten (Anfangsstadium bei Sciuriden). b: Nach caudal zunehmende Verkleinerung der Molaren (z. B. innerhalb der Muridae). c: Verlängerung von $M^3$ und $M_1$ zum microtoiden Gebiß (Arvicolidae, Otomyinae, verschiedene fossile Cricetidae, ähnlich wohl auch *Hydrochoerus)*

Zahnreihenlängen verursacht. Die mittleren Molaren, $M^2$ und $M_2$, sind von ähnlicher Größe.

Abb. 2 zeigt evolutive Tendenzen für die Größenbeziehungen der Backenzähne von Nagern. Daraus wird ersichtlich, daß das „microtoide" Gebiß verhältnismäßig komplex ist. Nicht nur die Molaren einer Reihe haben unterschiedliche Form und Größe, sondern Ober- und Unterkiefermolaren unterscheiden sich ebenfalls in der Größenabstufung.

Microtoide Gebisse wurden außerdem von fossilen Cricetiden, so den Gattungen *Microtia* (Freudenthal 1976) und *Microtocricetus* (Fahlbusch und Mayr 1975) beschrieben. Zweifellos sind sie also bei den myomorphen Nagern mehrfach unabhängig entstanden.

Damit stellt sich die Frage nach den Bedingungen, die zu dieser Konvergenz geführt haben mögen: 1. Warum besteht ein Selektionsdruck zur Verlängerung und Komplizierung von $M^3$ und $M_1$? 2. Warum dürfen $M^3$ und $M_1$ stärker variieren als die übrigen Molaren?

Zur Beantwortung ist zu erörtern, ob sich $M_1$ und $M^3$ in der Funktion von den übrigen Molaren unterscheiden. Die Backenzähne dienen dem Zerreiben der überwiegend aus Pflanzenteilen bestehenden Nahrung. Weijs (1976) hat das Kauen bei Laborratten (*Rattus norvegicus*) vor dem Röntgenschirm gefilmt und analysiert. Danach wird die Nahrung nur beim Vorziehen des Unterkiefers zermahlen, nicht bei dessen Rückführung. Dies leuchtet bei Betrachtung des Schädels unmittelbar ein (Abb. 3): Bringt man an einem Rattenschädel die obere und untere Molarenreihe genau zur Deckung, so erreicht der Unterkiefer seine kau-

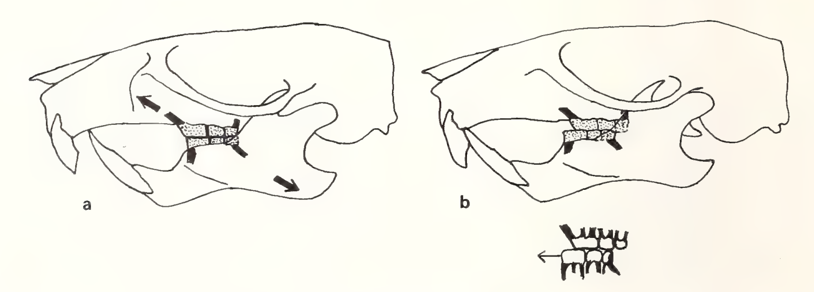



*Abb. 3.* Extremstellungen des Unterkiefers von *Rattus rattus.* a: Obere und untere Molarenreihe decken sich, obere und untere Schneidezähne sind durch eine Lücke getrennt. b: Unterkiefer bis zum Kontakt der Schneidezähne vorgezogen. Vorderrand von $M_1$ und Hinterrand von $M^3$ nun frei. Dies ist darunter nochmals herausgezeichnet. Die Bewegung von a nach b entspricht dem „power stroke" beim Kauen. Pfeile in a etwa in Zugrichtung des oberflächlichen Musculus masseter. In gleiche Richtung weisen die Randwurzeln von $M^1$ und $M_3$

dale Extremstellung und kann im Gelenk nicht weiter rückwärts verlagert werden. Beim Vorziehen bestimmen die oberen Schneidezähne die rostrale Extremstellung der Mandibel. Das Vorziehen kann nur durch den bei den Nagern besonders kräftigen Musculus masseter erreicht werden (Turnbull 1970). Beim Vorziehen werden vor allem der Vorderrand von $M^1$ und der Hinterrand von $M_3$ durch Druck beansprucht. Zu erwarten wäre demnach eine Verstärkung dieser Zähne in Zugrichtung des Musculus masseter, und diese Verstärkung ist tatsächlich deutlich erkennbar. Soweit die Molaren mehrere Wurzeln haben, sind ihre Endwurzeln verstärkt und in Zugrichtung des Musculus masseter orientiert. Bei dauerwachsenden, einwurzeligen Molaren (in der Literatur oft irreführend als „wurzellos" bezeichnet) sind stattdessen die entsprechenden Wände abgeschrägt (Abb. 4). Diese Orientierung der Wurzeln habe ich bei vielen Nagerarten, so auch bei zahlreichen Muriden-, Arvicoliden-, Gerbillidenarten festgestellt. Würde die Nahrung beim Zurückziehen des Unterkiefers zermahlen, müßten die Endwurzeln von $M^3$ und $M_1$ schräg nach rückwärts und oben orientiert sein, was aber nicht der Fall ist. Aus der übereinstimmenden Richtung der Molarenwurzeln ist zu schließen, daß nicht nur bei *Rattus*, sondern auch bei den meisten übrigen Nagerarten, unter anderem auch bei den Arvicoliden und Otomyinen, die Zähne vor allem beim Vorziehen des Unterkiefers beansprucht werden.

Bei dieser Mahlbewegung können die Occlusalflächen der oberen und unteren Zahnreihe nicht über ihre gesamte Länge in Kontakt bleiben (Abb. 3). Vielmehr werden dabei die Vor-

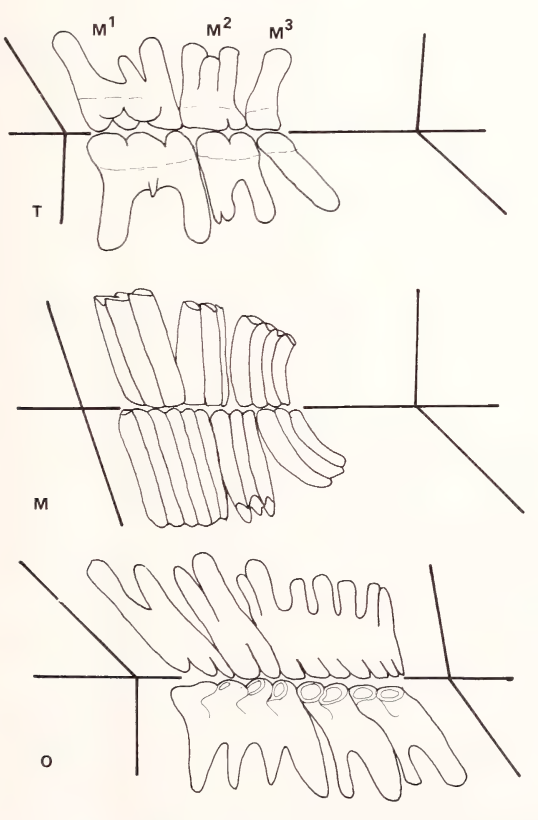



*Abb. 4.* Molaren von T = *Tatera robusta* (Gerbillidae), M = *Microtus arvalis* (Arvicolidae) und O = *Otomys tropicalis* (Otomyinae). Oben obere, unten untere Reihe. Querlinie Kauebene, daran ansetzende Striche ungefähre Richtung der benachbarten Randwurzel

derfläche von $M_1$ und die hintere Kaufläche von $M^3$ zunehmend freigelegt. Sie werden dabei entlastet und tragen nicht weiter zur Kaufunktion bei. Voraussetzung sind gleiche Länge von oberer und unterer Backenzahnreihe, volle Deckung der Zahnreihen zu Beginn der Mahlbewegung und Mahlen beim Vorziehen der Mandibel. Nach Tab. 2 sind die Kauflächen der oberen und unteren Zahnreihen auch bei den vermessenen Arvicoliden und bei *Otomys* annähernd gleich lang. Auch bei ihnen sind bei vollem Molarenkontakt die Schneidezähne deutlich getrennt. Wenn sie sich berühren, haben die Molaren eine der Abb. 3b für *Rattus* entsprechende Stellung. Demnach dürften auch bei Arvicoliden und Otomyinen die Enden von $M_1$ und $M^3$ weniger beansprucht werden als die restlichen Kauflächen.

Damit wäre eine abweichende Funktion von $M_1$ und $M^3$ im Vergleich zu den übrigen Molaren gefunden: Diese beiden größen- und formvariablen Zähne sind funktionell weniger stark eingespannt als die übrigen. Das führt zur Hypothese über die evolutiven Gründe für ihre Besonderheit: $M^3$ und $M_1$ sind deshalb besonders variabel, weil ihre Funktion weniger bedeutend ist und daher auch eine Funktionsminderung bei zufälliger Formänderung weniger nachteilig ist.

Hier wäre einzuwenden, warum gerade die funktionell weniger wichtigen Molaren bei Arvicoliden und Otomyinen meist größer und komplexer sind als ihre funktionell wichtigen Gegenspieler?

Die Antwort ergibt sich aus der Ernährungsweise. Vor allem die Nahrung der Arvicoliden – vorwiegend grüne Pflanzenteile, vielfach von Gräsern – bedarf gründlicher Zerkleinerung. Die Wirksamkeit der dazu benötigten Kauflächen nimmt mit ihrer Verlängerung und der Vermehrung querlaufender Schmelzbänder zu. So betragen bei den europäischen Muriden die Längen der oberen Molarenreihen etwa 16–18% der Condylobasallänge, bei den europäischen Arvicoliden sind es 22–25% und bei *Otomys tropicalis* ebenfalls 22%. Die Vergrößerung von $M^3$ und $M_1$ durch Anbau an den Enden war offensichtlich das Mittel zur Verlängerung der Zahnreihen. Bei einer solchen Entwicklung müssen die Zahnreihen gegeneinander verschoben worden sein, um sie in der Ausgangsstellung zur Deckung zu bringen und den Vorteil ihrer Verlängerung nutzen zu können.

## Zusammenfassung

Es wird gezeigt, daß bei vielen Nagerarten der letzte obere und der erste untere Molar beim Kauen weniger beansprucht werden als die übrigen Backenzähne. Dies mag die Erklärung für die Evolution microtoider Molaren liefern: Hier wurden die Zahnreihen vor allem durch die Vergrößerung von $M^3$ und $M_1$ verlängert.

## Literatur

Angermann, R. (1974): Die Zahnvariabilität bei Microtinen im Lichte von Vavilov's „Gesetz der homologen Serien". Symp. Theriologicum II, Proceedings. Prag, 61–73.

Fahlbusch, V.; Mayr, H. (1975): Microtoide Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. Paläont. Z. **49**, 78–93.

Freudenthal, M. (1976): Rodent stratigraphy of some Miocene fissure fillings in Gargano (prov. Foggia, Italy). Scripta Geol. **37**, 1–23.

Turnbull, W. D. (1970): Mammalian masticatory apparatus. Fieldiana: Geology **18**, 147–356.

Weijs, W. A. (1976): Mandibular movements of the albino rat during feeding. J. Morph. **145**, 107–124.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. Jochen Niethammer, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

# Aktivitätsrhythmen und Winterschlaf

## Untersuchungen am Gartenschläfer (Eliomys quercinus L., 1766)

Von R. Jaeger und H. Hemmer

*Aus dem Institut für Zoologie der Universität Mainz*

*Eingang des Ms. 4. 10. 1979*

### Abstract

*Activity rhythms and hibernation. Studies on the garden dormouse (Eliomys quercinus L., 1766)*

Studied long-term motility patterns of garden dormice (*Eliomys quercinus* L., 1766). Analysis of autocorrelation and power spectra shows that the motoric activity in this species is governed by ultradian, circadian and infradian rhythms. The 24h rhythm appears as a beat produced by two oscillations in the 50 to 60 min range. Beat effects may also produce the infradian waves. The interaction of circadian, infradian and annual rhythms leads to a rhythmical organization of lethargy periods in winter, which explains the pattern of hibernation.

### Einleitung

Obwohl der Begriff des Winterschlafes bereits den annualrhythmischen Charakter dieses Lethargieverhaltens beinhaltet, mehren sich erst in letzter Zeit die Anhaltspunkte für eine mehrfach rhythmische Organisation dieses Phänomens. Dies gilt vornehmlich für den circannualen Rhythmus (Heller und Poulson 1970; Pengelly und Asmundson 1972; Butschke 1975, 1977).

Das Zusammenfallen des Lethargiebeginns mit bestimmten Phasen circadianer Periodik einerseits, und die sich mehr oder minder regelhaft ändernde Dauer der Lethargiezeiten im Verlaufe der Winterschlafsaison andererseits lassen eine Synchronisation des Lethargieverhaltens mit physiologischen Rhythmen vermuten. Nach Strumwasser et al. (1967) laufen circadiane Rhythmen auch während tiefer Winterschlaflethargie weiter und kommen somit als Faktor für das intermittierende Aufwachen aus der Lethargie in Frage. Eine nähere Kenntnis über den Zusammenhang dieser Erscheinungen fehlt noch völlig (Raths und Kulzer 1976).

Zur Klärung dieser Fragen erscheint uns zunächst eine Analyse des rhythmischen Verhaltens der motorischen Aktivität von ausschlaggebender Bedeutung.

### Material und Methode

Zu den Untersuchungen standen insgesamt 11 männliche Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L., 1766) aus der Umgebung von Ingelheim (Rheinhessen) zur Verfügung. Hiervon wurden 4 Tiere während der beiden Winterperioden 1977/78 und 1978/79 beobachtet, 2 nur in der ersteren und 5 im letzteren Zeitraum. Die Haltung erfolgte in 100 × 60 × 95 cm bzw. 100 × 50 × 80 cm großen Einzelkäfigen mit angehängten, zur Kontrolle durch Klarsichtschieber verschließbaren und abnehmbaren Nistkästen als Schlafplätze. Als Futter erhielten die Tiere ab libitum Sämereien, Äpfel und Hackfleisch. Die Käfige waren in einem unbeheizten Dachraum mit normalem Tageslichtgang und Dämpfung des Verlaufes der Außentemperatur untergebracht. Vom Januar 1978 bis zum März 1978 und vom Oktober 1978 bis zum März 1979 wurde täglich der Lethargiezustand sämtlicher Individuen überprüft und ihre jeweilige Nah-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0239 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 239–244
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

rungsaufnahme qualitativ kontrolliert. Während des gesamten Winterhalbjahres 1978/79 wurde ein Gartenschläfer in einem 40 × 40 × 20 cm großen Käfig aus 5 mm dicken Kunststoffplatten mit Klarsichtdeckel und eingebautem Schlafkasten (auf einem ANIMEX Activity meter Typ S gehalten, mit dem die Tagessummen der motorischen Aktivität gemessen wurden. Im März 1978 erfolgten bei einem weiteren Tier mit dem gleichen Meßgerät und einem ANIMEX Counter Typ 1-X-O über 21 Tage Motilitätsregistrierungen in 5 min-Einheiten. Weitere Motilitätsmessungen im Frühjahr und Sommer 1978 dienten der Bestimmung von Temperatur- und Dauerlicht-/Dauerdunkel-Einflüssen auf die motorische Aktivität und ihre zeitliche Organisation (diese letzteren Studien durch Mohr 1978 und Becker 1978).

Zur statistischen Auswertung der Daten stand ein Programm zur Berechnung der Autokorrelationsfunktion und des Leistungsdichtespektrums zur Verfügung, das nach von Orlick und Mletzko (1975) und Peil et al. (1977) gegebenen Grundlagen durch cand. nat. B. Rosenbaum und Dipl.-Math. B. Müller im Rechenzentrum der Universität Mainz erstellt wurde.[1] Als die zur Signifikanz einer Partialschwingung zu überschreitende Grenze wurde mit Bornert et al. (1975) der doppelte mittlere Rauschanteil des Frequenzspektrums gewählt. Zur Auflösung auch nahe beieinander liegender Maxima im Leistungsdichtespektrum auf der einen und zur Minimalisierung von Artefakten auf der anderen Seite arbeiteten die Verfasser vergleichend mit Zeitverschiebungen von $^1/_2$ bis $^1/_6$ der zu analysierenden Meßserien und mit Leistungsdichtespektren in ungeglätteter und geglätteter Form.

## Ergebnisse

Die motorische Aktivität des Gartenschläfers erweist sich als in vielfältiger Weise rhythmisch organisiert. Am schärfsten ausgeprägt ist die 24 h-Periodik, die im Leistungsdichtespektrum aus der 21 Tage langen 5 min-Intervall-Messung je nach Zeitverschiebung ($^1/_2$, $^1/_3$, $^1/_4$, $^1/_6$ der Meßserie) zu 23 h 27 min – 23 h 59 min erscheint (größte Annäherung an 24 h 00 min bei $^1/_2$-Verschiebung). Im Dauerlicht wird sie im Sinne eines circadianen Rhythmus auf etwa 25$^1/_2$ h verlängert, im Dunkel verkürzt (Becker 1978). Das Bild der motorischen Aktivität im 24 h-Verlauf zeigt sich in der Regel als Schwingung von knapp 1 h Dauer mit zeitlich periodischer Amplitude, die nachts am höchsten ist und tagsüber auf 0 zurückgeht (Abb. 1). Ein solches Bild entspricht demjenigen einer Schwebung, also des Überlagerungs-

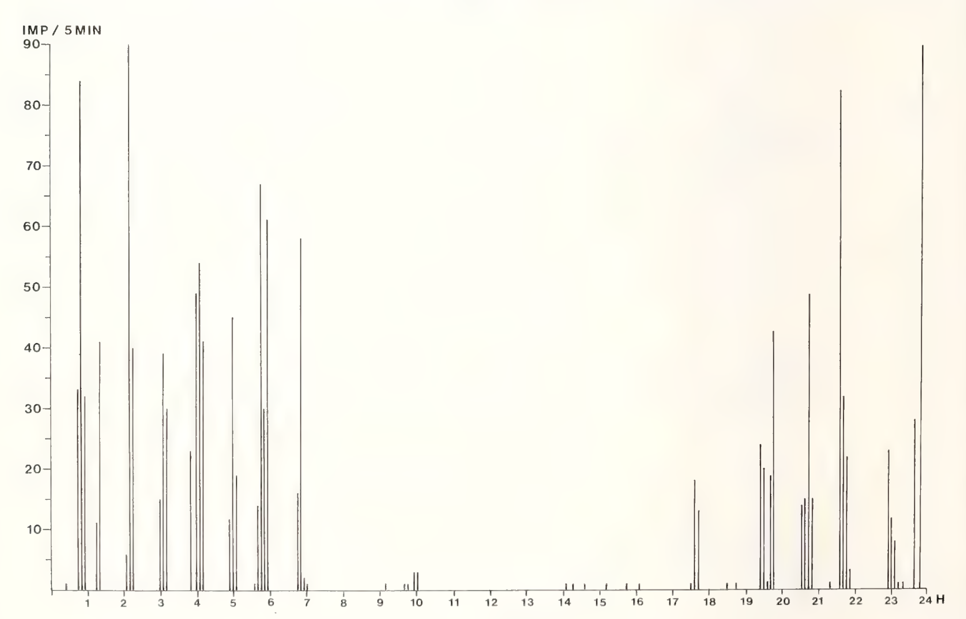



*Abb. 1.* Beispieldiagramm zum Tagesverlauf der motorischen Aktivität in 5 min – Werten; Sonnenaufgang hier 7.03 h, Sonnenuntergang 18.11 h. (IMP = Impulse der Aktivitätsregistrierung)

[1] Herrn B. Rosenbaum sei für seine Mitarbeit bei den Rechenoperationen bestens gedankt.

effektes zweier harmonischer Schwingungen mit nur wenig voneinander verschiedenen Frequenzen. Tatsächlich finden sich die hierzu zu postulierenden Grundschwingungen im Bereich gegen 1 h als die beiden unter zahlreichen ultradianen (T<24 h) Rhythmen im Leistungsdichtespektrum amplitudenmäßig am stärksten ausgeprägten und untereinander etwa gleich hohen Gipfel mit im Mittel (Zeitverschiebungen $^1/_2$, $^1/_3$, $^1/_4$, $^1/_6$ der Meßserie) 53,81 min (53,76–53,83) und 55,74 min (55,51–55,97) Dauer, d. h. mit mittleren Frequenzen von 26,763/Tag und 25,835/Tag, was zu einer mittleren Schwebungsfrequenz von 0,928 und einer Variation von 0,819–1,024/Tag führt. Am Modell Gartenschläfer läßt sich somit der circadiane Rhythmus als Schwebungseffekt aus ultradianen Rhythmen darstellen.

Weitere, weniger stark als diejenigen im 1 h-Bereich hervortretende Ultradianrhythmen liegen bei knapp 12 h, 8 h, knapp 4 h, knapp $3^1/_2$ h, 63–66 min, 52–53 min, 46–47 min, 36–38 min, 31 min, 27–28 min und 21–24 min.

Im infradianen Bereich (T<24 h) lassen sich sowohl über die Motilitätsmessungen, als auch über eine Stufenquantifizierung der Lethargie- und Nahrungsaufnahme-Beobachtungen bei nahezu allen Tieren eine Schwingung im Bereich von 3–4 Tagen und eine solche im Bereich zwischen 10 und 20 Tagen Dauer nachweisen, und zwar für die Motilität sowohl im Sommer, als auch im Winter. Weitere Rhythmen im 2-Tages- und im 5–8-Tages-Bereich treten nur teilweise hervor. Das mehrtägige Schwingungsbild bestimmend ist der 3–4-Tage-Rhythmus (Abb. 2, 3), dem der etwa zweiwöchige Rhythmus in Schwebungsform zu überliegen scheint. Für das Zustandekommen des letzteren sind wiederum nahe zusammen liegende Frequenzen im Bereich kürzerer Schwingungen zu suchen. Anhaltspunkte hierfür finden sich auf der einen Seite aus der 21-tägigen 5 min-Intervall-Registrierung. Hier tritt im ungeglätteten Leistungsdichtespektrum (bei $^1/_2$-Zeitverschiebung der Meßserie) nahe dem 24 h-Gipfel ein unabhängiger Gipfel auf, der bei der Glättung im Abhang des 24 h-Rhythmus untergeht, und der einer Schwingung von 21 h 59 min entspricht. Mit der 24 h-Schwingung (errechnet als 23 h 59 min) zusammen ergäbe sie eine Schwebungsdauer von 11 Tagen. Eine andere mögliche Grundlage einer 14-Tage-Schwebung mag in dem das Mehrtagesbild der Aktivität bestimmenden 3–4-Tage-Rhythmus selbst bestehen. Bei 3 Tieren erscheinen im ungeglätteten, bei einem Individuum auch im geglätteten Leistungsdichtespektrum zwei benachbarte Gipfel getrennt, die im Mittel bei 3,0 und 3,9 Tagen liegen und somit eine 13-Tage-Schwebung errechnen lassen.

Die Tagessummen der Motilität korrelieren zwar hoch signifikant, aber nur sehr schwach mit der jeweiligen Minimaltemperatur ($r = 0{,}28$, $n = 143$, $p < 0{,}1\%$). Für die Minimaltemperatur wurde im Winterhalbjahr 1978/79 ein formal statistisch gesicherter, ansonsten aber unverständlicher 16-Tage-Rhythmus gefunden, der im Zusammenhang mit dieser Aktivitäts-Amplitudenmodulation durch die Temperatur für die Führung entsprechend langer Aktivitätsrhythmen diskutiert werden mag. Die zweiwöchige Aktivitäts-Periodik erscheint jedoch auch bei Registrierungen von Juli bis September bei Temperaturschwankungen von lediglich ±2°C.

Das im Winter 1978/79 gleichzeitig der Tages-Motilitätsmessung und der Lethargie/Nahrungsaufnahme-Kontrolle unterworfene Individuum belegt mit einer hoch gesicherten Korrelation von Motilität und quantifiziertem Aktivitätsmaß ($r = 0{,}504$, $n = 143$, $p < 0{,}1\%$) und identischer Lage des infradianen Hauptrhythmus die grundsätzliche Verwendbarkeit des Beobachtungs-quantifizierenden Verfahrens zu entsprechenden Berechnungen (Abb. 2). Vor allem die Messungen bei diesem Tier zeigen, daß eine täglich während der Lichtzeit vorgenommene Lethargie-Kontrolle allein einen irreführenden Eindruck vom Verlauf des Winterschlafes vermittelt. In einer über die Tageskontrollen scheinbar zusammenhängenden Lethargiephase Ende Oktober/Anfang November von insgesamt 21 Tagen war das Tier an 15 Tagen nachts voll aktiv, einschließlich Nahrungsaufnahme, während es in einer scheinbar 17tägigen Lethargiephase im Januar tatsächlich nur zu 6 Tagen Null-Aktivität, von denen nur 2 aufeinander folgten, und zu 4 Tagen Minimalaktivität (1–5 Impulse) kam, die als zeitweiliges Aufwachen aus der Lethargie ohne darüber hinausgehende echte

Schlafunterbrechung zu verstehen ist. Die längste Gesamtphase minimaler und Null-Aktivität betrug in dieser Zeit 6 Tage.

Die aus dem Nahrungsverbrauch ermittelte längste zusammenhängende Ruhephase der anderen Gartenschläfer, die nicht in den Tod des Tieres ausmündete, betrug 9 Tage, die längste den Tagkontrolle allein zufolge scheinbare Lethargiephase jedoch 22 Tage. Im anderen Extrem blieb ein Ende Oktober erst 60 g schweres Tier den ganzen Winter über keine Nacht ganz ohne Nahrungsaufnahme, wurde aber tagsüber an 22 über die Zeit zwischen Anfang November und Ende Februar verteilten Tagen in Lethargie angetroffen. Die Aktivität in

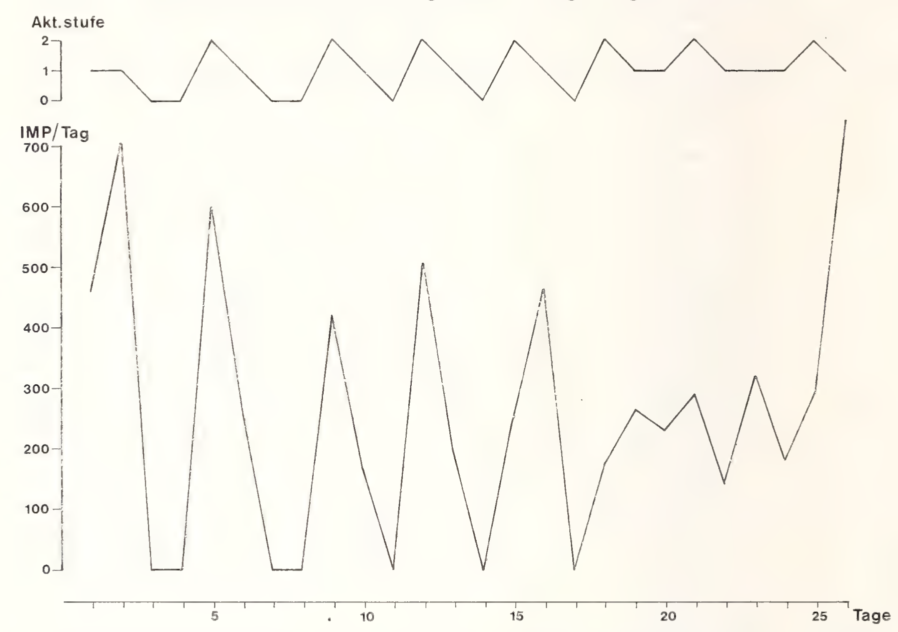



*Abb. 2.* Ausschnitt aus der Winterkurve der motorischen Aktivität eines Gartenschläfers. Tages-Motilitätswerte im Vergleich zur Stufenquantifizierung der Aktivität nach Wach/Lethargie/Nahrungsaufnahme-Kontrollen (oben)

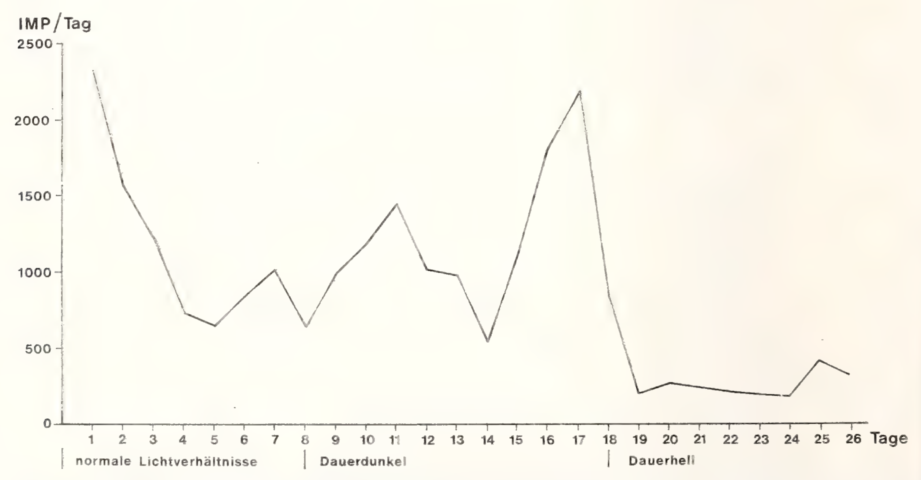



*Abb. 3.* Ausschnitt aus der Sommerkurve der motorischen Aktivität eines Gartenschläfers. Tages-Motilitätswerte unter normalem Helligkeitsgang, Dauerdunkel und Dauerhell

Nächten mit folgender Tageslethargie unterscheidet sich nicht signifikant von derjenigen ohne nachfolgende Lethargiephase (Motilität im ersten Fall: $\bar{x} = 519$, $m = \pm 50$, $n = 69$, im zweiten Fall: $\bar{x} = 639$, $m = \pm 63$, $n = 40$), während in den Nächten ohne Nahrungsaufnahme nur in Einzelfällen geringe motorische Aktivität gefunden wurde ($\bar{x} = 9$, $m = \pm 6$, $n = 33$).

## Diskussion

Das auffälligste Merkmal des Winterschlafes ist der lethargische, also bewegungslose Zustand des betreffenden Tieres. Es ist deshalb naheliegend, nach einem Zusammenhang der zeitlichen Organisation von Bewegungsgrößen, wie sie in der motorischen Aktivität eines Tieres erkennbar sind, und diesen Lethargiephasen zu suchen. Auf dem Wege zur Erstellung spezifischer Rhythmogramme zeigt sich nun, daß neben der sehr gut bekannten tagesperiodischen Aktivitätsschwankung eine Anzahl von infra- bzw. ultradianen Aktivitätsrhythmen mit unterschiedlichen Amplituden in Erscheinung treten.

Die, wenn auch willkürliche, so aber strenge Wahl einer Signifikanzschwelle bringt eine Reihe von hochsignifikanten Rhythmen lokomotorischer Aktivität an den Tag, die bisher keine Beachtung fanden. Es sind dies vor allem die starken Gipfel in den Bereichen von 3 bis 4 Tagen, 10 bis 20 Tagen bzw. im ultradianen Bereich von 50 bis 60 Minuten.

Die recht erhebliche Konsequenz aus der Möglichkeit, den tagesperiodischen Aktivitätsverlauf als Schwebungserscheinung aus Kurzzeitrhythmen errechnen zu können, mündet in der Hypothese, auch andere Langzeitrhythmen aus Kurzzeitrhythmen im Minutenbereich und darunter ableiten zu können, und damit aufgrund physiologisch-chemischer Prozesse im Zentralnervensystem erklärbar zu machen. Dies steht im Einklang mit einer schon früher vorgenommenen Deutung lunarer Rhythmen als Schwebungserscheinung (z. B. Rensing 1973).

Strumwasser et al. (1967) haben versucht, das Problem der zyklischen Schlaf- und Wachphasen der Tiere in der Winterschlafperiode mit Hilfe einer 3-Faktoren-Theorie zu erklären. Hierbei gehen die Autoren von der Feststellung aus, daß die circadiane Oszillation auch während des Winterschlafes mit temperaturbedingt niedriger Amplitude weiterläuft (cf. Pohl 1967), und zwar unterhalb einer Schwelle zwischen Aktivität und Ruhe. Aufwachen sollte stattfinden, wenn die sinkende Schwelle die Oszillation schneidet. Die Ursachen für solche zunehmende temperaturabhängige Schwellenerniedrigung möchten die Autoren beispielsweise in einer Akkumulation von Stoffwechselprodukten oder einer Erschöpfung von Reserven auf zellulärer Ebene sehen. Mit dieser Hypothese lassen sich sowohl längere Lethargiephasen während der Winterschlafperiode, als auch die ,,test-drops", d. h. kurze Lethargiephasen zu Beginn und Ende der Winterschlafsaison, erklären. Zur Deutung der Tatsache, daß aber auch bei gleicher Körpertemperatur zu verschiedenen Zeiten der Wintermonate unterschiedlich lange Schlafphasen auftreten, bemühen die Autoren mit Recht einen dritten Faktor im Sinne eines saisonalen Modulators der Amplituden-Temperatur- oder der Schwellen-Temperatur-Funktion. Hiermit ist eine Jahresperiodik angesprochen, wie sie für eine Reihe physiologischer Parameter z. B. von Pengelly et al. (1963) an *Citellus lateralis* und von Strumwasser et al. (1964) an *C. tridecemlineatus* und *C. beecheyi* aufgezeigt wird.

Aus den hier vorgelegten Ergebnissen wird nun deutlich, daß es leicht möglich ist, die mutmaßlich als Schwebung auftretenden infradianen Aktivitätsrhythmen zur Erklärung von zyklischen Einschlaf- und Aufwachphasen heranzuziehen, nachdem sie zeitlich gut mit Lethargiephasen übereinstimmen. Zweifellos wirkt die Temperatur modulierend, und zwar, wie es scheint, lediglich auf die Schwingungsamplitude. Die zeitlich-rhythmische Organisation der Winterschlafperiode ergibt sich als notwendige Folge temperaturmodulierter, aber eigenständig auftretender Schwankung der Aktivitätsamplituden mit dem Charakter von Schwebungen im circadianen bis infradianen und vielleicht sogar annualen Bereich.

Über die verursachenden Rhythmen wissen wir bisher sehr wenig, sie dürften jedoch auf zellulärem Niveau anzutreffen sein, z. B. im Wirkungsbereich bestimmter Psychopharmaka, von denen wir wissen, daß sie die zeitliche Organisation des Lethargieverhaltens erheblich stören können (Jaeger 1971; del Pozo et al. 1978; Hemmer und Jaeger in Vorbereitung).

## Zusammenfassung

Langzeit-Registrierung der Motilität von Gartenschläfern (*Eliomys quercinus* L., 1766) und deren Auswertung mittels Autokorrelationsanalyse und Leistungsdichtespektrum zeigen, daß die motorische Aktivität der betreffenden Art durch zahlreiche Rhythmen im ultradianen, circadianen und infradianen Bereich bestimmt wird.

Der 24-Stundenrhythmus erscheint als Schwebung aus zwei im 50–60 min-Bereich liegenden Aktivitätsrhythmen. In ähnlicher Weise ist mit Schwebungseffekten beim Zustandekommen der infradianen Perioden zu rechnen.

Das Zusammenwirken von circadianen, infradianen und annualen Rhythmen hat im Winterhalbjahr eine rhythmische Organisation des Lethargieverhaltens zur Folge, die das unterschiedliche Erscheinungsbild des Winterschlafes zu verschiedenen Zeiten erklären läßt.

## Literatur

Becker, B. (1978): Aktivitätsrhythmen beim Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L. 1766) nach Veränderung des Zeitgebers Licht. Staatsexamensarbeit, Mainz.

Bornert, D.; Schuh, J.; Tomaselli, G. (1975): Die Analyse biologischer Rhythmen mittels Korrelationsfunktion und Power-Spektrum. Biol. Zentralbl. **95**, 455–467.

Butschke, H.-W. (1975): Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern (*Glis glis* L.) im Selbstwählversuch. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **68**, 139.

Butschke, H.-W. (1977): Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Kaspar-Hauser-Siebenschläfern (*Glis glis* L.) im Selbstwählversuch. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **70**, 333.

Heller, H. C.; Poulson, T. L. (1970): Circannual rhythmus-II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophilus*). Comp. Biochem. Physiol. **33**, 357–383.

Jaeger, R. (1971): Die Wirkung von Cyproheptadin auf die Winterschlafbereitschaft und die jahreszeitlichen Körpergewichtsänderungen beim sibirischen Backenhörnchen *Tamias* (*Eutamias*) *sibiricus* Laxmann, 1769. Experientia **27**, 1091–1092.

Mohr, J. (1978): Einfluß der Umgebungstemperatur auf die motorische Aktivität verschiedener Winterschläfer. Staatsexamensarbeit, Mainz.

Orlick, M.; Mletzko, H. G. (1975): Auswertung biologischer Zeitreihen mittels Fourier- oder Autokorrelationsanalyse. Biol. Rundschau **13**, 265–276.

Peil, J.; Orlick, M.; Schlegel, T. (1977): Korrelations- und korrelationsähnliche Verfahren zur Bestimmung von Periodenlängen. Nova acta Leopoldina, N. F. **46**, 525–541.

Pengelley, E. T.; Asmunson, S. J. (1972): Analysis of the mechanisms by which mammalian hibernators synchronize their behaviour and physiology with the environment. In: Hibernation and Hypothermia, perspectives and challenges. Ed. by South, F. E. et al. Amsterdam, London, New York: Elsevier Publishing Comp. 637–656.

Pengelley, E. T.; Fisher, K. C. (1963): The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behaviour of captive goldenmantled ground squirrel (*Citellus lateralis tescorum*). Canad. J. Zool. **41**, 1103–1120.

Pohl, H. (1967): Circadian rhythms in hibernation and the influence of light. In: Mammalian hibernation III. Ed. by Fisher, K. C. et al. Edinburgh and London: Oliver and Boyd. 140–151.

Pozo, F. del; Feudis, F. V. del; Jimenez, J. M. (1978): Motilities of isolated and aggregated mice; a difference in ultradian rhythmicity. Experientia **34**, 1302–1304.

Raths, P.; Kulzer, E. (1976): Physiology of hibernation and related lethargie states in mammals and birds. Bonner Zool. Monogr. Bonn: Zool. Forsch. Inst. u. Mus. Koenig.

Rensing, L. (1973): Biologische Rhythmen und Regulation. Stuttgart: Gustav Fischer.

Strumwasser, F.; Gilliam, J. J.; Smith, I. L. (1964): Long term studies on individual hibernating animals. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A IV **71**, 401–414.

Strumwasser, F.; Schlechte, F. R.; Streeter, J. (1967): The internal rhythms of hibernators. In: Mammalian hibernation III. Ed. by Fisher, K. C. et al. Edinburgh and London: Oliver and Boyd. 110–139.

*Anschrift der Verfasser:* Dr. Rudolf Jaeger, Prof. Dr. Helmut Hemmer, Institut für Zoologie, Johannes Gutenberg-Universität, D-6500 Mainz

# Vergleichende Untersuchung am zweiten oberen Vorbackenzahn $P^2$ der Hauskatze Felis silvestris f. catus

Von P. Lüps

*Naturhistorisches Museum Bern*

*Eingang des Ms. 20. 12. 1979*

**Abstract**

*Comparative study in the second upper premolar $P^2$ in the house cat Felis silvestris f. catus (L., 1758)*

Studied was the variability in occurrence and shape of the second upper premolar of the house cat. Own investigations on three different series (total 469 cats) are compared with results from literature (518 cats in 5 series). There seems to exist an increase in reduction from North to South. Surplus premolars are very rarely found.

## Einleitung

Die Familie der Katzen (*Felidae*) weist unter den Säugetieren den höchsten Grad der Spezialisierung als Beutegreifer auf. Die Entwicklung zum fast reinen Fleischfresser hat zu einem hohen Grad der Angepaßtheit des Gebisses an diese Art der Ernährung geführt: Ausbildung starker Fangzähne (Eckzähne) zum Fassen des Beuteobjekts, scharfkantige Reißzähne zu deren Zerkleinerung. Die Arbeit der notwendigerweise kräftigen Kamuskulatur wird durch eine Verkürzung des Gesichtsschädels, die zu einer besseren Hebelwirkung führt, verstärkt. Verkürzung des Gesichtsschädels und Konzentrierung auf Fangzahn/Reißzahn haben zu einer Reduktion des übrigen Gebisses geführt, wie sie bei keiner andern Carnivoren-Familie zu finden ist. Die numerische Reduktion von 44 Zähnen im ursprünglichen Carnivorengebiß ist bei den meisten Katzen bei 30 angelangt, bei einzelnen Arten ist sie sogar noch weiter fortgeschritten. Das Nicht-Erscheinen des zweiten oberen Vorbackenzahnes führt zu einer Verminderung auf noch 28 Zähne. Der $P^2$ fehlt z. B. beim Manul (*Otocolobus manul*), bei Luchs und Rotluchs (*Lynx lynx* und *L. rufus*) und bei der Leopardkatze (*Felis bengalensis*) in einem hohen Prozentsatz der untersuchten Tiere (Ewer 1973). Bei *Lynx lynx* und *Felis bengalensis* ist die Zahnzahl 28 je nach geographischer Lage in unterschiedlicher Häufigkeit festzustellen (Matjuschkin 1978; Glass und Todd 1977). Dies macht die Heranziehung des $P^2$ zur Klärung stammesgeschichtlicher Fragen problematisch, worauf obengenannte Autoren mit Nachdruck hinweisen.

Die Reduktionstendenz von 30 auf 28 Zähne läßt sich auch im Gebiß der Hauskatze *Felis silvestris* f. *catus* feststellen. Sie betrifft nicht nur die Zahnzahl, also den vorhandenen oder fehlenden $P^2$, über dessen Erscheinen wohl nicht nur genetische, sondern möglicherweise auch über die Umwelt wirksame Faktoren entscheiden (Lüps 1977), sondern auch dessen Form und Lage. Der als Lückenzahn zwischen dem kräftigen Eckzahn und dem dritten Vorbackenzahn liegende $P^2$ ist vergleichsweise schwach ausgebildet und in seiner Lage wenig fixiert (Graf et al. 1976). Es kommt jedoch nicht nur die Reduktion in der Zahl, von 30 auf 28, vor, sondern auch deren Erhöhung durch Anlage eines zusätzlichen Zahnes an dieser Stelle. An Serien von Hauskatzen-Schädeln unterschiedlicher geographischer und ökologischer Herkunft sollen diese Punkte hier erörtert werden.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0245 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 245–249
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## Material und Methode

Es bot sich uns die Gelegenheit, folgende Serien im Hinblick auf den geschilderten Sachverhalt zu untersuchen:

- 257 Hauskatzen aus dem Kanton Bern (Schweiz). Alle wurden 1971 und 1973/74 von Wildhütern als „streunend", „wildernd" oder „verwildert" in Feld und Wald erlegt (1971: Lüps 1972; 1973/74: von Goldschmidt-Rothschild und Lüps 1976).
- 145 Hauskatzen aus der Stadt Genf (Genève, Schweiz). Diese wurden in den Monaten Januar bis April 1964 von Dr. P. Schauenberg im Schlachthaus Genf gesammelt, auf verschiedene Kriterien hin untersucht und anschließend aufgearbeitet. Sie befinden sich in seiner Privatsammlung (vgl. Schauenberg 1971).
- 67 Hauskatzen vom Kerguelen-Archipel. Diese sich im Muséum d'Histoire Naturelle in Paris befindliche Sammlung wurde 1969–71 durch die Equipe de Recherche de Biologie Animale Antarctique aufgesammelt und geht auf eine kleine, um 1950 ausgesetzte Population zurück (vgl. Derenne 1972).

Es wurden nur Katzen mit abgeschlossenem Zahnwechsel berücksichtigt, also Tiere im Alter von mindestens 6 Monaten (Habermehl 1975).

Bei der Untersuchung der Schädel mußte entschieden werden, ob der zweite obere Vorbackenzahn gar nie angelegt worden ist, es sich also um eine echte Oligodontie handelte, oder ob dieser im Laufe des Lebens verlorengegangen ist (Pseudoligodontie). Diese Frage war oft nicht leicht zu beantworten. Wurzelreste, offene oder in Verwachsung begriffene Alveolen sowie Veränderungen am Kiefer im Bereich des $P^2$ lieferten beim Fehlen desselben Hinweise auf sein früheres Vorhandensein. Nur in Fällen, in denen keine Spuren auf einen $P^2$ hindeuteten, wurde echte Oligodontie angenommen. Alle drei Serien wurden nach denselben Kriterien bewertet.

## Ergebnisse

Bei über zehn Prozent der Individuen fehlen einer oder beide zweiten Prämolaren des Oberkiefers; bei ♀ scheint eine Tendenz zur Nicht-Anlage dieses Zahnes größer zu sein als bei Katern (nicht gesichert, Tab. 1a). Über die Verteilung nach Kieferhälften gibt Tab. 1b Auskunft.

*Tabelle 1*

**Hauskatzen mit fehlenden $P^2$**

| Ort | N | ♀ n | ♀ (%) | ♂ n | ♂ (%) | ♂ kastr. n | ♂ kastr. (%) | Sex indet. n | Sex indet. (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| a. nach Geschlechtern | | | | | | | | | |
| Bern | 257 | 98 | 15(15,3) | 152 | 14(9,2) | 7 | 1(14,2) | – | – |
| Genf | 145 | 80 | 10(12,5) | 31 | 2(6,5) | 34 | 2( 5,9) | – | – |
| Kerguelen | 67 | 13 | 4(30,8) | 28 | 9(32,1) | – | – | 26 | 6(23,1) |

| Ort | N Ind. | l + r | % | l | % | r | % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| b. nach Seiten | | | | | | | |
| Bern | 257 | 19 | (7,4) | 7 | (2,72) | 4 | (1,5) |
| Genf | 145 | 8 | (5,5) | 1 | (0,7) | 5 | (3,5) |
| Kerguelen | 67 | 14 | (20,9) | 3 | (4,5) | 2 | (2,9) |

Ein deutlicher Unterschied ist hinsichtlich geographischer Verteilung sichtbar: Während sich die Stadt-Katzen aus Genf und die Land-Katzen aus Bern nicht unterscheiden, stehen die verwilderten Kerguelen-Katzen deutlich abseits ($p < 0{,}01$).

Das analoge Vorgehen bei der Untersuchung der drei Serien schränkt das Vorliegen methodischer Fehler stark ein. Aus verschiedenen Teilen der Welt liegen Daten vor, die zum Vergleich in Tabelle 2 zusammengefaßt sind. So ist ersichtlich, daß bis zu 28% der Hauskat-

*Tabelle 2*

**Fehlende $P^2$ bei verschiedenen Hauskatzenpopulationen**

| Ort | Lage | N | % | Autor |
|---|---|---|---|---|
| Großbritannien | 50–55 | 290 | 3,4 | BATESON 1894[1] |
| Tschechoslowakei | 49–50 | 76 | 3,6 | KRATOCHVIL 1975 |
| Bern | 46–47 | 257 | 11,7 | MS |
| Genf | 46 | 145 | 9,7 | MS |
| Mexico | 25–32 | 89 | 23,6 | TODD UND GLASS, MS[2] |
| Caracas, Venezuela | + 10 | 31 | 22,6 | TODD et al. 1974[1] |
| Singapore | + 2 | 32 | 21,9 | SEARLE 1959 |
| Kerguelen | – 50 | 67 | 28,4 | MS |

[1]zit. in GLASS UND TODD 1977. – [2] MS = hier vorliegende Daten.

zen im Oberkiefer keine zweiten Prämolaren besitzen. Diese Reduktionstendenz zeigt in den verschiedenen daraufhin untersuchten Populationen zum Teil beträchtliche Unterschiede.

Zusätzliche Lückenzähne zwischen Eckzahn und zweitem oberem Vorbackenzahn fanden sich in allen drei Serien und in beiden Geschlechtern in geringer Zahl (Tab. 3), am häufigsten im Material aus der Stadt Genf. Sie verteilen sich wie folgt auf die beiden Kiefer-Hälften: 7 × links und rechts, 1 × links, 3 × rechts.

Angaben über zusätzliche Lückenzähne bei der Hauskatze finden sich nur sehr vereinzelt. So liegen in dem von KRATOCHVIL (1971) untersuchten Material aus Brno (ČSSR) keine Lückenzähne vor, PAARMANN (1975) fand solche im Unterkiefer rezenter und mittelalterlicher Hauskatzen aus Schleswig-Holstein (BRD). BATESON (cit. in POCOCK 1916) und COLYER (1936) erwähnen Lückenzähne zwischen Eckzahn und zweitem Vorbackenzahn für Hauskatzen, ohne aber Angaben über die Häufigkeit des Auftretens zu machen. Über geographische Unterschiede liegen keine Daten vor. Es kann somit lediglich festgehalten werden, daß zusätzliche Lückenzähne im Oberkiefer der Hauskatze vereinzelt auftreten, sich die Zahnzahl der Hauskatze vereinzelt auf 32 erhöht.

*Tabelle 3*

**Hauskatzen mit zusätzlichen oberen Lückenzähnen**

| Ort | N | ♀ | ♂ | kastr. | total | Anzahl Individuen in % des untersuchten Materials |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Bern | 257 | – | 3 | – | 3 | 1,17 |
| Genf | 145 | 3 | 2 | 2 | 7 | 4,82 |
| Kerguelen | 67 | – | 1 | – | 1 | 1,49 |

## Diskussion

Das Fehlen von Zähnen im Felidengebiß, besonders wenn es sich um Zähne am Anfang oder Ende der Backenzahnreihe handelt, wird allgemein als Resultat einer fortschreitenden Reduktion auf die Zahl von 28, im Extremfall auf 26, interpretiert. Parallel zur numerisch feststellbaren Reduktion ist eine Erhöhung der Variabilität des betreffenden Zahnes zu beobachten, die sich in Form, Größe und Lage äußert (QUINET 1966; GRAF et al. 1976). Bemerkenswert ist die Feststellung der geographisch unterschiedlichen Häufigkeit des Fehlens von $P^2$.

Obwohl all diese Hauskatzen europäisch-nordafrikanische Hauskatzen – ,,Populationen" als Ursprung haben dürften, sind genetische Abweichungen zwischen den Abkömmlingen anzunehmen. Das Vorliegen eines Nord – Süd – Gefälles in Bezug auf $P^2$ – Häufigkeit kann auf ein heterogenes Ausgangsmaterial zurückzuführen sein, kann aber auch andere Gründe haben. Über einen in geographisch unterschiedlicher Häufigkeit fehlenden $P^2$ bei *Felis bengalensis* berichten GLASS und TODD (1977). Für dieses quasi-kontinuierliche Variationsmerkmal werden Umweltfaktoren als verantwortlich postuliert. Sie aufgrund dieser Daten zu ermitteln, dürfte schwierig sein. Für solche würde eine parallel zu der von Nord nach Süd zunehmenden Reduktionstendenz erhöhte Variation des $P^2$ sprechen. Tatsächlich liegt eine solche vor. So beträgt der Variationskoeffizient für die Alveolarlänge des $P^2$ bei den Berner Katzen V = 14,14 (GRAF et al. 1976), für die Kerguelen-Katzen dagegen V = 18,29. Über die Genese des Erscheinens/Nichterscheinens und die Ausgestaltung solcher Zähne liegen indessen kaum mehr als hypothetische Angaben vor. Das Auftreten zusätzlicher Zähne, im Extremfall zur (theoretisch) möglichen Zahl von 34 Zähnen führend, ist bei Hauskatzen selten, zumindest wesentlich seltener als bei der europäischen Wald-Wildkatze *Felis s. silvestris* (in bis 20% der Individuen POCOCK 1916; KRATOCHVIL 1971). Auch über die Gründe ihres Erscheinens können keine Angaben gemacht werden, solange keine umfassenden Serien vorliegen. Sie als Atavismen zu interpretieren ist einleuchtend, ob aber der Sachverhalt damit bereits genügend beleuchtet ist, erscheint fraglich.

## Danksagung

Herr Dr. PAUL SCHAUENBERG (Genève) und das Museum National d'Histoire Naturelle in Paris stellten bereitwillig ihr Material für diese Untersuchung zur Verfügung, was Ihnen an dieser Stelle nochmals bestens verdankt sei. Herrn Prof. Dr. F. STRAUSS danke ich für seine kritischen Hinweise.

## Zusammenfassung

Der zweite obere Backenzahn $P^2$, bei der Hauskatze vorderstes Element der Backenzahnreihe, fehlt bei über 10% der Individuen in einer oder beiden Kieferhälften. In der Häufigkeit des Fehlens zeigen sich Unterschiede zwischen verschiedenen daraufhin untersuchten Populationen und lassen eine Zunahme der Reduktionstendenz von Nord nach Süd vermuten. Zusätzliche Zähne zwischen C und $P^2$ sind bei Hauskatzen selten zu finden.

## Literatur

COLYER, F. (1936): Variations and Diseases of the Teeth of Animals. London: Bale and Danielsson.

DERENNE, PH. (1972): Données craniométriques sur le Chat haret (*Felis catus*) de l'archipel de Kerguelen. Mammalia **36**, 459–481.

EWER, R. E. (1973): The Carnivores. London: Weidenfeld and Nicolson.

GLASS, G. E.; TODD, N. B. (1977): Quasi-continuous variation of the second upper premolar in *Felis bengalensis* Kerr, 1792 and its significance for some fossil lynxes. Z. Säugetierkunde **42**, 36–44.

GOLDSCHMIDT-ROTHSCHILD, B. VON; LÜPS P. (1976): Untersuchungen zur Nahrungsökologie ,,verwilderter" Hauskatzen (*Felis sivestris* f. catus L.) im Kanton Bern (Schweiz). Rev. suisse Zool. **83**, 723–735.

GRAF, M.; GRUNDBACHER, B.; GSCHWENDTNER, J.; LÜPS, P. (1976): Größen- und Lagevariation des zweiten Prämolaren bei der Hauskatze ,,*Felis silvestris* f. catus". Rev. suisse Zool. **83**, 952–956.

HABERMEHL, K. H. (1975): Die Altersbestimmung bei Haus- und Labortieren. Berlin und Hamburg: Paul Parey.

KRATOCHVIL, Z. (1971): Oligondonty and Polyodonty in the domestic Cat (*Felis silvestris* f. catus L.) and the wild Cat (*Felis silvestris silvestris* Schreber). Acta vet. Brno **40**, 33–40.

LÜPS, P. (1972): Untersuchungen an streunenden Hauskatzen im Kanton Bern. Nat. hist. Mus. Bern, Kl. Mitt. **4**, 1–8.

— (1977): Gebiß- und Zahnvariationen an einer Serie von 257 Hauskatzen (*Felis selvestris* f. catus L., 1758). Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden **34**, 155–165.

MATJUSCHKIN, E. N. (1978): Der Luchs. Wittenberg Lutherstadt: A. Zimsen.

PAARMANN, F. (1975): Untersuchungen an Katzenknochen aus der Wikingersiedlung Haithabu/ Schleswig-Holstein. Diplomarbeit Univ. Kiel (unveröff.).

POCOCK, R. I. (1916): Some dental and cranial variations in the Scotch wild cat (*Felis sylvestris*). Ann. Mag. Nat. Hist. London **18**, 272–277.

QUINET, G. E. (1966): Gradients morphogénétiques, seuils, seuils quantitatifs minimum et maximum. Bull. Group. Int. Rech. Sc. Stomat. **9**, 443–456.
SCHAUENBERG, P. (1971): Note sur l'indice crânien du Chat domestique féral (*Felis catus* L.). Rev. suisse Zool. **78**, 209–215.
SEARLE, A. G. (1959): A study of variation in Singapore cats. J. Genetics **56**, 11–126.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. PETER LÜPS, Naturhistorisches Museum, Bernastraße 15, CH-3005 Bern

## WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

# Observations of Mus musculus raised by Suncus murinus

By G. L. DRYDEN

*Slippery Rock State College, Pennsylvania*

*Receipt of Ms. 21. 1. 1980*

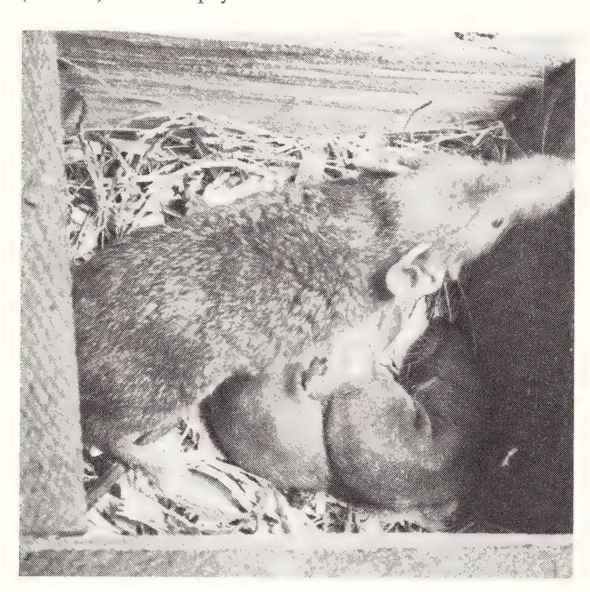
BLUS and JOHNSON (1968) reported an unsuccessful adoption of a nursling wild house mouse by a lactating *Blarina* and suggested that the mouse's death may have resulted from ingestion of the shrew's milk, though suckling was unconfirmed. Newborn domestic *Mus musculus* are routinely fed to pregnant and lactating *Suncus murinus* in my captive shrew colony and the occasional adoption of the mice has been noted (DRYDEN 1975). Since cross-ordinal adoption by insectivores is otherwise unreported and numerous successful adoptions of *Mus* by *Suncus* have been observed, some of the behavioral aspects of these adoptions are reported here.

Fifty-six mice have been reared by shrew in this colony since 1974. Originally 4 nursling mice were adopted by shrews to which the mice had been given as food. The others were intentionally introduced to determine cross-fostering success and infant-,,maternal" interactions. No manipulations were performed after introduction of single mice 1 to 5 days of age to shrews suckling 1 to 3 shrews 2 to 6 days old. Some mice were smeared with soft maternal shrew feces but those not so pretreated were accepted as readily.

Typically, the lactating shrew pays little special attention to the mouse beyond grooming it as she does her own young. The mother shrew accomodates the mouse and her own young by posturing with her nipples exposed (STINE and DRYDEN 1977) and has never been observed to reject a mouse, although 5 mice died before reaching a week of age. During nursing, young mice approach the nipple in a less predictable way than do young shrews (STINE and DRYDEN 1977). Young mice sleep and huddle harmonously with their nestmates (Fig.). Mother shrews retrieve mice which leave the nestbox during the first 8 to 10 days of life but after that, when her own young become increasingly active and begin caravanning (DRYDEN 1968) shrews cease attempting to retrieve vagrant foster young. Young mice have never been observed to participate in caravan formation, even though they scurry about with their agitated shrew littermates. After about 12 days of age young shrews more frequently abandon the less moblie mouse, which then spends most of its time alone in the nestbox or foodbowl. At no time was an adopted mouse overtly rejected by its nestmates or harmed by its foster mother. Nursling mice appear unkempt and never attain the body size of their shrew nest-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0249 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 249–250
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

mates even when only a single shrew competes for the available milk. It is unknown whether this is a consequence of an anatomical misfit of the shrew nipple and mouse mouth, less agressive nursing by the mouse, or as BLUS and JOHNSON (1969) suggest some physiologic incompatability of the shrew milk. *Suncus* milk is much richer (DRYDEN and ANDERSON 1978) than that of *Mus* (JENNESS 1974) but the fact that not all mice drinking shrew milk are runty indicates no serious digestive problem. All mice were eventually weaned successfully and 6 left paired with opposite-sex shrews for 4 months after weaning were normally developed (but fat) at necropsy.



Nine-day-old *Mus* (blazed forehead) resting with head on two same aged *Suncus* nestmates

After we became aware of lip-licking behaviour in *Suncus* (STINE and DRYDEN 1977), two nursling mice were observed intensively. Following a particularly vigorous nursing bout, one mouse approached one of its 3 larger shrew nestmates and initiated a lip-licking sequence characteristic of *Suncus*. After 5 seconds the young shrew abruptly swung its head aside. The mouse followed and attempted to reinitiate lip-licking but the shrew moved off, terminating contact opportunity for the mouse.

We are presently determining the differential development of mice raised by mice or by shrews. We also plan to more fully document lip-licking by mice in social contact with shrews since the function of this activity is unknown in any species.

## References


BLUS, L. J.; JOHNSON, D. A. (1969): Adoption of a nestling house mouse by a female short-tailed shrew. Am. Mid. Nat. **81**, 583–584.

DRYDEN, G. L. (1968): Growth and development of *Suncus murinus* in captivity on Guam. J. Mammalogy **49**, 51–62.

— (1975): Establishment and maintenance of shrew colonies. Int. Zoo Yb. **15**, 12–18.

DRYDEN, G. L.; ANDERSON, R. R. (1978): Milk composition and its relation to growth rate in the musk shrew, *Suncus murinus*. Comp. Biochem. Physiol. **60A**, 213–216.

JENNESS, R. (1974): The composition of milk. In: Lactation: A comprehensive treatise. Ed. by LARSON, B. L.; SMITH, V. R. Vol. III. New York: Academic Press.

STINE, C. J.; DRYDEN, G. L. (1977): Lip-licking behavior in captive musk shrews, *Suncus murinus*. Behaviour **62**, 298–313.


*Author's address:* Dr. G. L. DRYDEN, Biology Department, Slippery Rock State College, Slippery Rock, Pennsylvania 16057, USA

# Nachweise von Erinaceus, Crocidura und Microtus für die Insel Elba, Italien

Von I. E. Vesmanis und R. Hutterer

*Eingang des Ms. 6. 2. 1980*

In ihrer Säugetierfauna Italiens nennen Toschi und Lanza (1959) den Europäischen Igel außerhalb des Festlandes nur von Sardinien und Sizilien; wir kennen ihn auch von Elba. Rezente Wühlmäuse sind bisher auf keiner der Inseln im westlichen Mittelmeer – ausgenommen Sizilien – gefunden worden; umso überraschender ist ein Fund von *Microtus* auf Elba, der einem Mitarbeiter des Museums Alexander Koenig im Sommer 1977 gelang. Wenig später fingen Andrea und Indulis Vesmanis eine Wimperspitzmaus, die bisher von Elba lediglich in vier Schädelfragmenten aus Eulengewölben bekannt ist (Kahmann und Niethammer 1971). Belege für alle drei Arten befinden sich im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

## Erinaceus europaeus Linnaeus, 1758

Auf zwei Reisen (Juli 1977 und Mai 1978) konnten A. und I. Vesmanis Igel auf der Insel feststellen. Als Belege wurden 6 überfahrene Tiere von folgenden Lokalitäten konserviert: zwischen Procchio und Marciana; am Flugplatz von La Pila; Hauptstraße zwischen Bivio und S. Giovanni; Hauptstraße bei P. delle Grotte, alle im Juli 1977; Hauptstraße vor Il Mortaio bei Colle d'Orano, 2. Mai 1978. Ein weiteres Tier wurde auf einer Straße in der Nähe von Acquabona 1977 gesehen, aber nicht konserviert. Die Igel haben durchweg eine dunkle Gesichtszeichnung und Bauchfärbung, das Tier aus Colle d'Orano weicht darin ab, es ist im Gesicht und am Bauch aufgehellt. Der Hinterfuß mißt bei diesem Tier 35 mm. Die elbanischen Igel sind sehr klein, weshalb sie auf den ersten Blick als *Erinaceus algirus* angesprochen wurden. Die später herauspräparierten Schädelteile zeigen aber für *europaeus* typische Merkmale, wie die Form des $P_4$ in Seitenansicht (Chaline et al. 1974 : 45). Auch weisen die Seitenränder des Rhinariums nicht die verlängerten Fortsätze auf, die Mohr (1936 : 93) als für *algirus* typisch beschreibt. Der schlechte Erhaltungszustand der 6 Igel läßt keine Entscheidung über den nomenklatorischen Status der Elba-Population zu.

## Crocidura suaveolens (Pallas, 1811)

Das wohl erste vollständige Exemplar einer elbanischen Gartenspitzmaus wurde von Prof. H. Kahmann am 20. Dezember 1955 in Poggio an der Mauer des Parks vom Hotel Napoleon gefangen. Dieser bisher unveröffentlichte Beleg befindet sich in der Sammlung Kahmann (Nr. 2467, ♂), die vor kurzem der Zoologischen Staatssammlung München übereignet wurde. 23 Jahre danach, am 22. Juli 1977, fingen A. und I. Vesmanis ein zweites Exemplar (juveniles ♀, Schädel zerschlagen, Fell in Alkohol) in halber Höhe zwischen dem Gipfel des M. Perone und Poggio (siehe Karte). Der Fangort liegt in 450 m NN an einem kleinen Bachlauf, dessen Böschung dicht mit Moos und Efeu bewachsen ist. Die Spitzmaus wurde im dichten Efeugestrüpp, das mit Brombeeren durchwachsen war, gefangen. Der

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0251 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 251–253
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7




*Abb. 1.* Die Insel Elba mit den Fundorten von *Crocidura suaveolens* (△: 1 Poggio, 2 zwischen M. Perone und Poggio, 3 Patresi), *Microtus savii* (■) und *Erinaceus europaeus* (● und Schraffur)

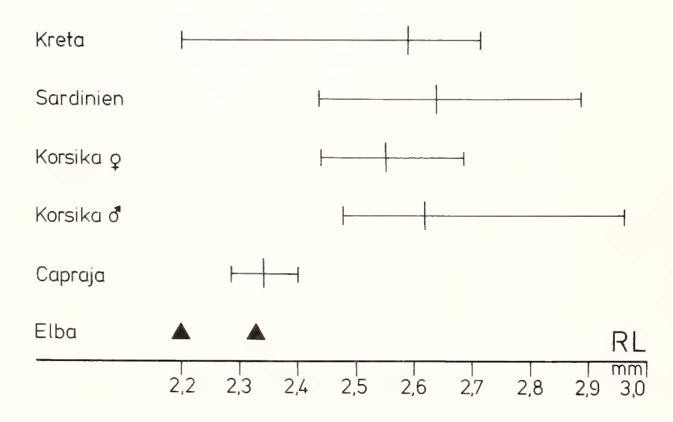



*Abb. 2.* Die Rostrum-Länge (RL) bei fünf mediterranen Inselpopulationen von *Crocidura.* Mittelwerte und Variationsbreite. Auf Kreta *C. gueldenstaedti*, auf Sardinien *C. russula*, auf Korsika, Capraja und Elba *C. suaveolens*

Bach, der auch im Sommer wasserführend ist, liegt an der Grenze zwischen Kiefern- und Buchen/Edelkastanienwald.

Richter (1970 : 294) nennt, ohne Belege anzugeben, das Taxon *gueldenstaedti* für „Korsika (einschließlich Elba und Capraia)". Dagegen determinierten Kahmann und Niethammer (1971) Gewöllreste von Patresi, Elba als *C. suaveolens*. Die äußeren Merkmale und die Maße der uns vorliegenden Stücke bestätigen diese Bestimmung. An dem alkoholkonservierten Tier sind die für *suaveolens* charakteristischen, weit aus dem Fell herausragenden Ohrmuscheln deutlich zu erkennen. Der $P^4$ des ♀ von Poggio zeigt deutlich einen buccad verschobenen Protoconus und beweist somit die Zugehörigkeit zur *suaveolens*-Gruppe (ebenfalls nach Richter 1970). Ergänzend lagen uns noch 2♂ und 2♀ von der Insel Capraia (Sammlung Kahmann) vor. Die Spitzmäuse von Elba sind etwas kurzschwänziger als die von Capraia, stimmen aber sonst, besonders in den Schädelmaßen, gut überein. Als

Schädelmaß haben wir exemplarisch die Rostrum-Länge (zur Meßweise siehe RICHTER 1963) ausgewählt und diese mit Stichproben von Korsika, Sardinien und Kreta (Quellen in VESMANIS und VESMANIS 1980) verglichen, vgl. Abb. 2. Deutlich wird, daß die Spitzmäuse von Elba und Capraia morphologisch von denen Korsikas abweichen; die oben erwähnte Hypothese RICHTER's muß deshalb verworfen werden.

## Microtus (Pitymys) savii (de Sélys Longchamps, 1838)

Ein frisch überfahrenes Tier wurde von PAUL VAN DEN ELZEN am 30. Juni 1977 auf einer Asphaltstraße nahe dem Monte Perone aufgesammelt und vor kurzem dem Museum Alexander Koenig übergeben. Der Fundort liegt auf etwa 500 m NN, ebenfalls im Westteil der Insel. Die Wühlmaus stammt sicher aus dem Kulturland links und rechts der Straße, was auch mit den ökologischen Ansprüchen der Art in der Toscana (SANTINI 1977) in Einklang steht. Das in Alkohol konservierte Tier weist die für *Pitymys* charakteristischen fünf Sohlenballen auf, der herauspräparierte Schädel die für *savii* typischen Molarenstrukturen. Die Mittelmeer-Kleinwühlmaus ist auf dem italienischen Festland und auf Sizilien verbreitet (letzte Übersicht: KRAPP und WINKING 1976), sie wurde bisher aber auf keiner der anderen Inseln im tyrrhenischen Meer festgestellt. Auffällig ist, daß KAHMANN und NIETHAMMER (1971) in Gewöllen der Schleiereule von Patresi wohl *Apodemus, Rattus, Mus* und *Crocidura*, aber keine *Microtus*-Reste fanden.

### Danksagung

Für die Überlassung von Unterlagen danken wir Herrn Prof. Dr. H. KAHMANN und Herrn P. VAN DEN ELZEN.

### Literatur

CHALINE, J.; BAUDVIN, H.; SAINT GIRONS, M.-C. (1974): Les proies des rapaces. Paris: Doin.

KAHMANN, H.; NIETHAMMER, J. (1971): Die Waldmaus (*Apodemus*) von der Insel Elba. Senckenbergiana biol. **52**, 381–392.

KRAPP, F.; WINKING, H. (1976): Systematik von *Microtus (Pitymys) subterraneus* (de Sélys-Longchamps, 1836) und *savii* (de Sélys-Longchamps, 1838), auf der Apeninen-Halbinsel und benachbarten Regionen. Säugetierkdl. Mitt. **24**, 166–179.

MOHR, E. (1936): Die äußere Nase bei Igel und Maulwurf. Zool. Anz. **113**, 93–95.

RICHTER, H. (1963): Zur Unterscheidung von *Crocidura r. russula* und *Crocidura l. leucodon* nach Schädelmerkmalen, Gebiß und Hüftknochen. Zool. Abh. staatl. Mus. Tierkde. Dresden **26**, 123–133.

– (1970): Zur Taxonomie und Verbreitung der palaearktischen Crociduren (Mammalia, Insectivora, Soricidae). Zool. Abh. staatl. Mus. Tierkde. Dresden **31**, 293–304.

SANTINI, L. (1977): European field voles of the genus *Pitymys* McMurtrie and their damage in agriculture, horticulture and forestry. EPPO Bull. **7**, 243–253.

TOSCHI, A.; LANZA, B. (1959): Fauna d'Italia. Mammalia. Generalità – Insectivora – Chiroptera. Bologna.

VESMANIS, I.; VESMANIS, A. (1980): Bemerkungen zur Rostrum-Länge einiger Wimperspitzmausarten im Mittelmeerraum (Mammalia, Insectivora, *Crocidura*). Zool. Abh. staatl. Mus. Tierkde., Dresden (im Druck).

*Anschriften der Verfasser:* INDULIS E. VESMANIS, Institut für Paläoanthropologie und Archäometrie, Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, FB 16, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt a. M.; Dr. RAINER HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn

# BUCHBESPRECHUNGEN

JARMAN, M. V.: **Impala Social Behaviour: Territory, Hierarchy, Mating and the Use of Space.** Berlin und Hamburg: Paul Parey 1979. Fortschritte der Verhaltensforschung – Advances in Ethology 20. Beihefte Z. Tierpsychol. 96 S., 32 Abb., 15 Taf., DM 56.–. ISBN 3–489–60936–0.

Nach zahlreichen Einzelveröffentlichungen legt die Verfasserin jetzt eine Zusammenfassung über das Sozialverhalten der Impalas aus zwei Beobachtungsgebieten in der Serengeti vor.

Starke ♂♂ besetzen 0.17 $km^2$ bis 0.58 $km^2$ große Territorien, deren Lage je nach der Vegetationsperiode veränderlich ist. Auch die Anzahl der Territorien nimmt in der Trockenzeit ab. Territoriale ♂♂ halten ihr Revier durch statisch-optische Anzeige, Dominanz- und Imponierhandlungen und insbesondere Geruchs- und Lautmarkierungen. Gegen gleichstarke ♂♂ wird das Revier verteidigt, Junggesellen werden geduldet, aber von den ♀♀ ferngehalten.

Jung-♂♂ werden mit 4–9 Monaten aus der Herde vertrieben und schließen sich Junggesellenherden an, die eine lineare Rangordnung besitzen und deren Zusammensetzung sich oft ändert.

In den ♀♀-Herden besteht keine Rangordnung. ♀♀ haben miteinander überlappende Wohngebiete, von ca. 294 ha. Das entspricht etwa den Territorien von 12 ♂♂. Sie versuchen durch Hüten die ♀♀ in ihrem Revier zu halten und zu decken. Wie lange sich die ♀♀ im Revier aufhalten, hängt von der Größe und den Futterbedingungen des Revieres ab. Beim Paarungszeremoniell gibt es keine feste Abfolge im Verhalten, und auch das Nachspiel ist minimal.

Im Gegensatz zum südlichen Afrika werden die Jungtiere mit saisonabhängigen Maxima das ganze Jahr über gesetzt.

J. LANGE, Berlin

STARCK, D.: **Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage.** Bd. 2. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag 1979. 776 S., 567 Abb., DM 248,–.

Der 2. Band von STARCK's Vergleichender Anatomie der Wirbeltiere behandelt das Skelettsystem der Vertebraten. Er ist in 5 Kapitel untergliedert. Einführend wird auf Stützsubstanzen (Knorpelgewebe, mineralisierte Gewebe, Knochengewebe, Dentin, Schmelz) allgemein eingegangen und deren Erscheinungsformen, Beanspruchung und Baueigentümlichkeiten erläutert. Es folgt ein Kapitel über das Rumpfskelett mit Abschnitten über Chorda dorsalis, Wirbelsäule, Rippen und Sternalbildungen. Für mehrere Beispiele besonderer Anpassungen werden anatomische Baueigentümlichkeiten des Rumpfskelettes beschrieben und im Hinblick auf deren funktionelle Bedeutung diskutiert (z. B. Halswirbelsäule und Einziehmechanismus des Kopfes bei Chelonidae; Wirbelkörperstruktur und Nahrungsaufbereitung bei Schlangen; Stoßmechanismus beim Graureiher; Halswirbeldornfortsätze als Abwehrstachel bei *Potto*; Kopfdrehung bei *Tarsius*, etc.).

Der weitaus umfangreichste Anteil des Bandes entfällt auf die Abhandlung über das Kopfskelett (290 S.). Diesem Abschnitt sind Einführungen über das Kopfproblem und verschiedene Theorien der Kephalogenese vorangestellt, bevor Chondrocranium und Cranium bei Agnatha, Gnathostomata, Amphibia, Reptilia, Aves und Mammalia besprochen werden. In allen Gruppen sind stammesgeschichtliche und ontogenetische Entwicklungsabläufe herausgearbeitet; Beziehungen zwischen Schädelbau, Ausbildung der Kopforgane und Spezialanpassungen in Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme werden erläutert. Die beiden letzten Kapitel befassen sich mit den unpaaren Flossen und deren Skelett sowie mit den paarigen Extremitäten. Jedem Kapitel sind Literaturübersichten angehängt, am Schluß finden sich Sach- und Tiernamensregister.

Auch dieser Band zeigt eine klare Konzeption sowie eindrucksvolle Bearbeitung und Durchformulierung der großen Stoffülle. Er ist belebend und fesselnd geschrieben und spricht insbesondere durch die vielfältigen funktionellen Bezüge an. Darüber hinaus beeindruckt eine große Anzahl (567) qualitativ vortrefflicher Abbildungen. Bedingt durch Darstellung, Bebilderung und Faktenreichtum stellt dieser Band einen großen Gewinn für die Vergleichende Anatomie dar und ist sicher geeignet, viele Neuinteressenten zu gewinnen.

D. KRUSKA, Hannover

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0254 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 254–256
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

CLAUS, R.: **Pheromone bei Säugetieren unter besonderer Berücksichtigung des Ebergeruchsstoffes und seiner Beziehung zu anderen Hodensteroiden.** Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung 10. Beihefte zur Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde. Hamburg u. Berlin: Paul Parey 1979. 136 S., 59 Abb., 30 Tab. Kart. DM 62.–, für Bezieher der Zeitschrift DM 55,80. ISBN 3-490-41015-7.

Die bedeutenden Erfolge der Pheromon-Forschung bei Wirbellosen haben zweifellos auch die Untersuchungen von Duftstoffen und ihren Effekten bei Säugetieren erheblich stimuliert. Erinnert sei an den BRUCE-Effekt bei Mäusen. Wenig bekannt war bisher über die chemische Natur der Pheromone bei Säugern. Die vorliegende Monographie behandelt Natur, Bildung und Wirkung des Geruchsstoffes beim Hauseber in umfassender Sicht und ist für den Säugetierforscher als Einführung in die Problematik und umfassende Analyse eines Spezialfalles von großem Interesse. Im Hoden des Ebers werden zwei Klassen von Steroiden gebildet. Androgene und synergistisch mit diesen wirkende Östrogene sind echte Hormone, die auf die Ausbildung der akzessorischen Geschlechtsdrüsen, den Stoffwechsel und das Sexualverhalten einwirken. Daneben werden 5a-Androstenone gebildet, die keinen Hormoneffekt haben, aber Geruchsstoffe (Pheromone) sind. Beide Stoffklassen gehen zwar auf gemeinsame Ausgangssubstanzen (Pregnenolon und Progesteron) zurück, können aber im Organismus nicht ineinander umgewandelt werden. Eine parallele Freisetzung ist gesichert, da beide Stoffgruppen von den Gonadotropinen gesteuert werden.

Die Geruchssteroide gelangen über das Blut in die Gewebe und werden vorwiegend im Fettgewebe gespeichert. Sie werden über die Speicheldrüsen abgegeben. Testosteron beeinflußt das Wachstum der Speicheldrüsen, besonders der Submandibulardrüse. Daraus wird der deutliche Sexualdimorphismus der Speicheldrüsen beim Schwein – der bereits von Maus und Ratte bekannt war – verständlich. Die Bildung von Speichelschaum durch Kieferklappen im Sexualakt ist für die Auslösung des Duldungsreflexes wichtig.

Der Abhandlung ist eine Übersicht über Pheromone bei Säugern (30 Seiten) vorausgeschickt. Eine derartige Zusammenfassung hätte von großem Wert sein können. Leider ist sie durch die souveräne Mißachtung einer brauchbaren Systematik und Nomenklatur nicht verwendbar. (Gemse: *Capra ibex*; Frettchen: *Helictis moschata*; Moschuskänguruh: *Potorus* etc. etc.). Was ist *Myrmecophaga moschatus* (!)? *Lemur catta* ist kein „südamerikanischer Primate". In der Phylogenese entwickelt sich das olfaktorische System nicht aus dem limbischen. Ein olfaktorisches System findet sich bei allen Wirbeltieren, das limbische ist eine erst bei Säugern entstandene funktionelle Einheit. Die in den letzten Jahren mehrfach, auch von der DFG vorgebrachten Anregungen, die Taxonomie ernst zu nehmen und zu fördern, sollten endlich beherzigt werden. Auch den Herausgebern der Zeitschriften kommt in dieser Hinsicht eine erhebliche Verantwortung zu. Wie würde es dem Autor einer chemischen Arbeit ergehen, der die verwendeten Substanzen mit nicht identifizierbaren Bezeichnungen benennt oder diese verwechselt?

D. STARCK, Frankfurt/M.

ELLENBERG, H.: **Zur Populationsökologie des Rehes (Capreolus capreolus L., Cervidae)** in Mitteleuropa. SPIXIANA, Supplement 2, München 1978, 211 S.

Die Arbeit gehört zu einer Serie von Untersuchungen, die sich aus mehrjähriger Beobachtung eines eingegatterten (130 ha), markierten und ganzjährig gefütterten Rehbestandes ergaben und bereits mehreren Veröffentlichungen des Verfassers zu Grunde lagen. Die Untersuchungen wurden durch S. K. H. HERZOG ALBRECHT von Bayern ermöglicht und in wesentlichen Fragen angeregt. Der Arbeit ist ein weitgreifendes sorgfältig zusammengestelltes Literaturverzeichnis beigegeben, so daß sich der Leser über die Gesamtproblematik gut orientieren kann. Gerade diese Sorgfalt läßt es aber ein wenig befremdlich erscheinen, daß der Verfasser einige Veröffentlichungen, die einer seiner Thesen widersprechendes Material vorlegen, betont übergeht und auch im Literaturverzeichnis nicht aufführt.

Ausgehend vom Energiebedarf der Art wird dieser mit dem Nahrungsangebot und mit diesbezüglichen Verhaltensweisen in Beziehung gesetzt, entsprechend Homerange- und Territorialverhalten mit dem Zugang zu den Nahrungsquellen und die körperliche Entwicklung mit den jeweiligen Ernährungsbedingungen. Besonders umfassend wird die Abhängigkeit der Populationsdynamik von den ökologischen Gegebenheiten behandelt (u. a. begrenzte Selbstregulation des Bestandes durch ökologische Abhängigkeit des Geschlechtsverhältnisses der Kitze). In diesem hier nur knapp umrissenen Rahmen wird eine Fülle von Beobachtungen und Ergebnissen unter kritischer Heranziehung der jeweiligen Literatur vorgelegt, die hier nicht im Detail besprochen werden kann. Die Ergebnisse sind meist zahlenmäßig und durch graphische Darstellungen belegt, jedoch setzt die Lektüre große Vertrautheit mit der einschlägigen Problematik voraus. Bei der vorgelegten Stoffülle kann es vielleicht nicht ausbleiben, daß gelegentlich Unklarheit besteht, ob eine Beobachtung neu oder schon von anderer Seite mitgeteilt worden ist und die Angaben des Verfassers in seinen verschiedenen Veröffentlichungen über Wilddichten in Gebieten außerhalb des Versuchsgatters nicht widerspruchsfrei zu sein scheinen.

Die Auswertung des Materials leidet etwas darunter, daß manchmal ganze Gruppen von Fragestellungen so verquickt werden, daß undurchsichtige, manchmal auch mathematisch fragwürdige Resultate erscheinen, die dem Leser Veranlassung geben, sie nicht ohne weiteres hinzunehmen, sondern sich Einblick in ihr Zustandekommen zu verschaffen. Da Untersuchungen dieser Art u. U. auch wildbiologischen Maßnahmen zu Grunde gelegt werden können, hält der Referent es für notwendig, hier an einem Beispiel Fehlermöglichkeiten zu zeigen.

Der Verfasser legt ein Ergebnis vor, nach dem die Kitze dominierender Rehgaissen im auf die Geburt folgenden Dezember größer (schwerer) sind als diejenigen von unterlegenen Gaissen. Damit verbunden wird die Frage nach der allometrischen Größenabhängigkeit dieser Kitze vom Gewicht der Muttergaissen im Dezember vor der Geburt. Schließlich wird diese doppelte Fragestellung noch erweitert durch die Aufteilung der insgesamt 117 Kitze in 10 Gruppen nach Geschlecht und Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Geschwistern. Für diesen Fragenkomplex sind aber schon die Unterlagen in mehrfacher Hinsicht unsicher. Dominanz ist keine absolute Eigenschaft, sondern ein relativer Begirff. Fast jedes Reh muß zugleich dominierend und unterlegen sein, je nach dem verglichenen Partner, und die Rangordnung kann durch Ringbildungen ein sehr kompliziertes Gebilde sein, das für eine solche Untersuchung undurchschaubar ist. Zwei Gruppen können also nicht willkürfrei gegenübergestellt werden – eine Unsicherheit, die der Verfasser auch selbst andeutet.

Die zweite Unterlage, deren Genauigkeit zu Zweifeln Anlaß gibt, ist die nicht zu umgehende Verwendung des Lebendgewichtes. Durch Fang zur gleichen Jahreszeit und gleichen Tageszeit hat der Verfasser alles getan, um die Fehlerquellen (Füllung von Darmtrakt und Blase) auszuschalten. Den Optimismus, durch diese Zeitkoordination den Fehler auf minimale Differenzen (100 g) beschränken zu können, vermag der Referent auf Grund eigener Erfahrungen im Vergleich von Totalgewichten und Nettogewichten beim Reh nicht zu teilen.

Dazu kommt eine methodisch nicht einwandfreie Behandlung der Größenbeziehung zwischen Kitzen und Muttergaissen. Dies ist ein allometrisches Problem und muß also – wenn man es überhaupt mathematisch ausdrücken will – mittels der Allometriegleichung $y = bx^a$ gelöst werden. Die Neigungskonstante a, auf die es hier ankommt, kann nur nach Logarithmieren der empirischen Werte berechnet werden, weil die Gleichung dann in die der geraden Linie übergeht. Der Verfasser hat jedoch, ohne zu logarithmieren, a direkt aus den numerischen Daten berechnet (S. 140). Das bietet zwar gewisse Vergleichsmöglichkeiten, kann aber über die Größenabhängigkeit gar nichts aussagen. Entsprechendes gilt auch für andere Darstellungen (S. 130). Indessen zeigen auch die methodisch richtig gewonnenen Konstanten, die der Verfasser liebenswürdigerweise dem Referenten nachträglich zugeschickt hat, so auffallend große Differenzen zwischen den einzelnen Kitzgruppen, daß eine Größenabhängigkeit entweder nicht vorhanden sein kann oder wegen der Unsicherheit der Unterlagen nicht erkennbar ist.

Die vorstehende Analyse hat natürlich nur den Wert eines herausgesuchten Beispiels und soll keineswegs ein allgemeines Urteil enthalten. Man muß eben bedenken, daß so komplexe Fragestellungen oft nicht zu eindeutigen Ergebnissen führen, die etwa als Grundlage für praktische Maßnahmen dienen könnten. Das gilt in der Wildbiologie vielfach sogar für die Verallgemeinerung an sich einwandfreier Resultate. So hat der Verfasser gefunden, daß der gefütterte Bestand eine um Jahre niedrigere physiologische Lebensdauer hatte als ungefütterte Rehe in der Umgebung seines Versuchsgatters. Der Referent kennt jedoch einen in gleicher Weise gefütterten Bestand, dessen physiologische Lebensdauer dem nicht entspricht. Der Sachverhalt muß also komplizierter sein.

Die Resultate der in bezug auf Tatsachenermittlung und Ideenreichtum bedeutsamen Arbeit sollten aus den dargelegten Gründen bei etwaiger Anwendung in der jagdlich-populationsdynamischen Praxis im jeweiligen Einzelfall gründlich abgewogen werden. Diese Einschränkung liegt ohnehin in der Natur der Sache.

K. Meunier, Klausdorf

Klös, H.-G.: **Berlin und sein Zoo.** Berlinische Reminiszenzen 50. Berlin: Haude und Spencer 1978. 160 S., 94 Abb., DM 17,80.

Der Verfasser schildert die wechselvolle Geschichte des Berliner Zoos und die besondere Verbundenheit der Berliner mit ihrem Zoo. Diese Bedeutung des Zoos für die Berliner ist nicht erst in den letzten Jahren entstanden, sondern bereits seit seinen ersten Anfängen spielt dieser Zoo eine besondere Rolle im Bewußtsein der Bevölkerung.

Doch das Buch ist nicht nur eine Geschichte des Berliner Zoos, sondern gleichzeitig auch ein Spiegelbild des Wandels von der reinen Menagerie zum heutigen modernen Zoo, der primär Bildungs- und Naturschutzaufgaben zu erfüllen hat. Darüberhinaus dokumentieren die Abbildungen auch die veränderten Vorstellungen vom guten und tiergerechten Gehege und Tierhaus im Laufe der Zeiten. Das Buch ist deshalb nicht nur für Berlin aktuell, sondern vielmehr allen am Zoogeschehen Interessierten zu empfehlen.

J. Lange, Berlin

# Katzen, eine Verhaltenskunde

Von Prof. Dr. Paul Leyhausen, Wuppertal. 5., völlig neu bearbeitete Auflage. 1979. 279 Seiten mit 261 Fotografien und 53 Zeichnungen in 119 Abbildungen und 6 Tabellen. Glanzkaschierter Einband 29,80 DM

Neben vielen einfach zu deutenden Lebensäußerungen und Verhaltensformen von Katzen bleiben oft noch zahlreiche Fragen offen, für die der anspruchsvolle Katzenliebhaber nach einer Antwort sucht, um noch mehr über das Verhalten seines Tieres und dessen artspezifische Besonderheiten zu ergründen. Er findet sie leicht in diesem Buch von Professor Paul Leyhausen, der sich seit mehr als dreißig Jahren mit der wissenschaftlichen und systematischen Erforschung des Verhaltens von Katzen beschäftigt.

Im Mittelpunkt steht das Verhalten der Hauskatze, wobei aber auch vergleichende Beobachtungen an anderen Katzenarten berücksichtigt werden. So lassen sich nicht nur die frühe Entstehung und weitere Entwicklung vieler Verhaltensformen verfolgen, sondern auch interessante und überraschende Parallelen zum menschlichen Verhalten feststellen. In den beiden Hauptabschnitten „Das Verhalten zur Beute“ und „Das Sozialverhalten“ werden die verschiedenen Verhaltensweisen ausführlich beschrieben und mit vielen Fotos und Skizzen verdeutlicht. Dabei finden nicht nur Katzenfreunde und -halter aufschlußreiche und wertvolle Hinweise zu ihrer Deutung, sondern alle Tierfreunde und naturwissenschaftlich Interessierten einen faszinierenden Beitrag zur angewandten Verhaltensforschung aus berufener Feder.

# Einführung in die Verhaltensforschung

Von Prof. Dr. Klaus Immelmann, Bielefeld. „Pareys Studientexte“, Nr. 13. 2., neubearbeitete und erweiterte Auflage. 1979. 249 Seiten mit 93 Abbildungen. Balacron broschiert 28,— DM

Das Buch basiert auf einführenden Vorlesungen des Verfassers über das Verhalten der Tiere, gehalten an mehreren Universitäten. In der als Studientext vorliegenden Fassung wird versucht, Vielfalt und Vielzahl ethologischer Einzelfakten überschaubar zu machen, um die Einarbeitung in das Gebiet der Verhaltensforschung zu erleichtern und gleichzeitig eine „Materialsammlung“ anzubieten, die eine Auseinandersetzung mit der Fülle der ethologischen Literatur ermöglicht.

An Umfang erheblich erweitert, enthält die Neuauflage neben vielen Ergänzungen, unter anderem auch des Literaturverzeichnisses, zwei neue Kapitel, die sich mit dem „Einfluß der Domestikation auf das Verhalten“ und der „Ethologie und Psychologie“ beschäftigen, wobei das letzte auch auf die mögliche Bedeutung der Verhaltensforschung für ein besseres Verständnis des menschlichen Verhaltens eingeht.

Für Leser ohne biologische Vorkenntnisse werden spezielle Begriffe erläutert und im Text nach Möglichkeit nur die deutschen Tiernamen verwendet. Die wissenschaftlichen Namen sind in einem gesonderten Register aufgeführt. Damit wendet sich das Buch nicht nur an die Studierenden, sondern darüber hinaus als Einführung in die vergleichende Verhaltensforschung auch an den großen Kreis derer, die an ethologischen Problemen, ihrer Entstehung und ihren Zusammenhängen interessiert sind.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN


---


*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 198.— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 36,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

*Neuerscheinung:*

# Untersuchungen über Möglichkeiten der Erhöhung der Produktivitätszahlen beim Schaf mit Hilfe von Gebrauchskreuzungen

Ein zusammenfassender Bericht über die von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) auf diesem Gebiet 1969 bis 1979 geförderten Arbeiten des Gießener Tierzucht-Instituts
„Gießener Schriftenreihe Tierzucht und Haustiergenetik", Band 43
Von Rudolf Wassmuth und Otto Jatsch. 1980. 88 Seiten mit 32 Abbildungen und 18 Tabellen. Kartoniert DM 20,–

*Neuerscheinung:*

# Palatability and Flavor Use in Animal Feeds Schmackhaftigkeit des Futters und Flavor-Anwendung

First International Symposium on Palatability and Flavor Use in Animal Feeds, 10.–11. October 1978 in Zurich
Mit Beiträgen von 17 Autoren, zusammengestellt von Hans Bickel

Heft 11 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung"; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde"
1980. 148 Seiten mit 27 Abbildungen und 77 Tabellen. Texte englisch, deutsch oder französisch, mit englischer und deutscher, von Fall zu Fall auch französischer Zusammenfassung. Kartoniert DM 58,–

Wesentliche Voraussetzung der heutigen, auf hohe Leistung ausgerichteten Tierproduktion ist eine bedarfsgerechte Fütterung. Welche Möglichkeiten sich Wissenschaft und Praxis bieten, um durch Verwendung von Aromastoffen die Beliebtheit des Futters zu verbessern, wird in den 17 Beiträgen dieses Heftes geprüft.

*Neuerscheinung:*

# Beziehungen zwischen biochemischen Markergenen und Leistungseigenschaften beim Rind

Heft 2 der „Fortschritte der Tierzüchtung und Züchtungsbiologie"; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie"
Von Dorette Zwiauer. 1980. 112 Seiten mit 3 Abbildungen und 69 Tabellen. Kartoniert DM 48,–

Blutgruppen bzw. erbliche Eiweißvarianten (biochemische Polymorphismen) könnten als leicht nachweisbare Hilfskriterien zur Zuchtwertschätzung bei landwirtschaftlichen Nutztieren dienen, wenn enge Beziehungen zu Leistungseigenschaften bestehen. Hierzu liegen umfangreiche Untersuchungen von der Verfasserin vor; sie werden ergänzt durch eine Diskussion des dadurch erzielbaren genetischen Fortschritts in der Tierzucht und eine kritische und detaillierte Würdigung der Literatur über Beziehungen zwischen Markergenen und Milchleistungseigenschaften des Rindes.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

'ol. 45 (5), 257–320. Oktober 1980 ISSN 0044-3468 C 21274 F

Mammals

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

# NTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

)rgan der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde



/erlag Paul Parey Hamburg und Berlin

HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. van Bree, Amsterdam – W. Fiedler, Wien – H. Frick, München – W. Herre, Kiel – K. Herter, Berlin – H.-G. Klös, Berlin – H.-J. Kuhn, Göttingen – B. Lanza, Florenz – T. C. S. Morrison-Scott, London – J. Niethammer, Bonn – H. Reichstein, Kiel – M. Röhrs, Hannover – D. Starck, Frankfurt a. M. – F. Strauss, Bern – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

SCHRIFTLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. Schliemann, Hamburg – D. Kruska, Hannover

*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

*Manuskripte:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

*Vorbehalt aller Rechte:* Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

**Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA):** The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distributions, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see 'Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List' of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

---

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Tutte Druckerei GmbH, Salzweg-Passau

Z. Säugetierkunde 45 (1980) 5, 257–320
ASTM-Coden: ZSAEA 7 45 (5), 257–320

# Lernleistungen freilebender Braunbrust-Igel (Erinaceus europaeus L.): Manipulation, Labyrinth, Diskrimination

Von M. W. Schäfer

*Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität Frankfurt a. M.*

*Eingang des Ms. 1. 11. 1979*


## Abstract

*Learning in wild-living hedgehogs (Erinaceus europaeus L.): Manipulation, maze, discrimination*

Trained were European hedgehogs (*Erinaceus europaeus* L.) in three different learning – programmes, little portions of milk were used as positive stimulation. The hedgehogs were not kept in captivity; they could move freely and visited a certain apparatus only in relation to their own activities and motivation.

As a "manipulation – problem" a bottle with milk was used, which was closed by a cork (fig. 1 A). Measuring the time intervals between first contact to the (empty) milk – bowl and the opening of the bottle over a sequence of tests demonstrated a rapid learning – progress (fig. 3, 4, 5).

As a "maze – problem" a simple T- maze was used (fig. 1 B). Measuring of the running time from entrance to the position of the milk-bowl could be used for the demonstration of learning. Although the position of the milk could be found by olfactory cues the animal at first performed "wrong" choices after changing the side of the milk-bowl, and in addition turning the running surface too, but soon recognized the new position (fig. 6, 7).

As a "discrimination-problem" two chambers were used, which were closed by movable flaps with a black circle as the positive, and a square of equal area as the negative signal on their surfaces (fig. 1 C). A learning-process as an increasing rate of correct choices could be found significant by only one individual (fig. 8). Nevertheless, a certain asymmetry between the periods the other animal remained stationary in front of the different patterns, could be stated (table 1).


## Einleitung

Über das Verhalten der europäischen Igel liegen bereits in größerer Zahl Veröffentlichungen vor, die sich neben dem Verhalten im Freiland auch mit dem gefangener Tiere beschäftigen und u. a. Bewegungsweisen, Sinne und Lautäußerungen, Nahrungsaufnahme und Jugendentwicklung zum Gegenstand haben (Dimelow 1963; Herter 1967; eine ausführliche Literaturübersicht lieferten Poduschka 1969; Dröscher 1978; u. a.).

Über Dressurversuche und Lernleistungen liegen u. a. Arbeiten von Herter (1933, 1934), Sgonina (1936) und Lindemann (1951) vor; diese Experimente belegen recht eindeutig mit anderen Säugern vergleichbare Lernfähigkeiten (etwa nach dem Versuch – Irrtum – Prinzip), die das Öffnen horizontaler Schiebetüren, Ortsdressuren, Erkennen relativer Helligkeitsunterschiede und optischer Muster sowie (wenn auch in sehr geringem Maße) Farbunterscheidungen umfassen. Untersuchungen der Lernfähigkeit des Igels (oder anderer Insectivoren) sind verständlicherweise wegen der phylogenetisch ,,primitiven" Einordnung dieser Gruppe auch vergleichend von besonderem Interesse.

Den Anstoß zur vorliegenden Arbeit gaben sozusagen die Versuchstiere selbst, da diese als freilebende ,,Kommensalen" eines größeren, zu einem Wochenendhaus gehörenden Gartens mit einiger Regelmäßigkeit eine auf der Terrasse aufgestellte Schale mit Milch frequentierten und überdies eine weitgehende Vertrautheit gegenüber menschlichen Annäher-

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4505-0257 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 257–268
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

ungen bewiesen. So bot sich die interessante Möglichkeit, den Tieren ihre Milch als positive Verstärkung zu lernender Verhaltensweisen gegenüber konstruierten ,,Problem – Situationen“ anzubieten, wobei die ja nicht in Gefangenschaft gehaltenen Tiere freiwillig und nur nach Maßgabe ihrer eigenen Aktivitäten die Versuchsapparaturen aufsuchen konnten.

Untersucht wurden diverse Lernleistungen als Fähigkeit zur ,,Manipulation“ d. h. zur Beeinflussung (Veränderung) räumlicher Gegebenheiten einer Apparatur mittels körperlichen Einsatzes, Dressur und Umdressur im T- Labyrinth sowie optische Musterdiskrimination in einer Zweifach-Wahl.

## Material und Methode

Als Versuchstiere dienten zwei Exemplare von *Erinaceus europaeus*, ein etwas kleineres und scheueres Tier (Tier 1 von etwa 20 cm Länge) und Tier 2, ein größeres und vertrauteres Weibchen von etwa 25 cm Länge. Letzteres wurde nach Abschluß der Versuche eingefangen, um das Geschlecht festzusteilen; die Vertrautheit dieses Tieres zeigte sich u. a. daran, daß es sich während des Aufhebens vom Boden praktisch nicht einrollte und unmittelbar nach dem Freisetzen wieder am Futterplatz erschien. Tier 1 verhielt sich in der Regel submissiv gegenüber Nr. 2 und wich meist mit schnaufenden Lauten und eckigen Bewegungen vor dem größeren Tier zurück. Um gegenseitige und möglicherweise störende Beeinflussun-

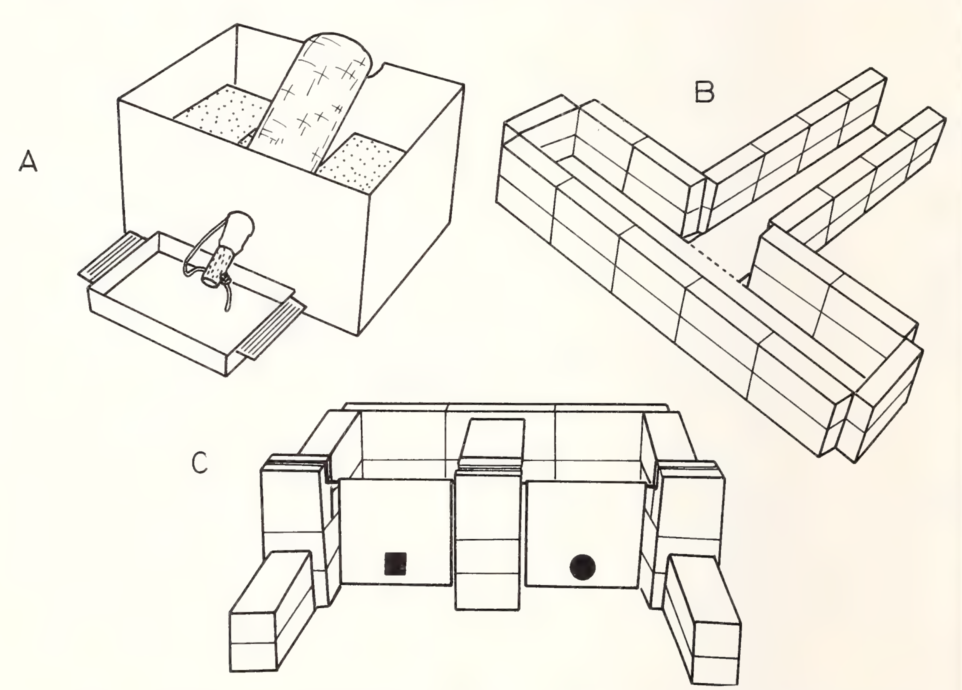



*Abb. 1.* Die zur Prüfung der Lernfähigkeit bei *Erinaceus europaeus* benutzten Apparaturen. A: ,,Manipulationsproblem“; eine 1 Liter Flasche mit Milch (ca. 50 ml) ist in einem mit Steinen beschwerten Karton (19 × 25 × 32 cm) verankert und mit einem durch eine Schnur gesicherten Korken verschlossen. Dieser befindet sich etwa 5 cm über dem Boden einer Kunststoffschale (3 × 13 × 19 cm). B: T- Labyrinth, konstruiert aus weißen Mauersteinen (Wandhöhe 22 cm), als Laufunterlage dienen mit Papier überzogene Bretter von 19 cm Breite im Start- und 23 cm Breite im T- Schenkel. C: Diskriminationsapparatur mit zwei Wahlkammern, konstruiert aus weißen Mauersteinen (Wandhöhe 22 cm, mit 26 × 43 cm Grundfläche pro Kammer). Die Kammern sind durch weiße mustertragende Karton-Klappen (21 × 20 cm, 4,5 cm zwischen Boden und Musterunterrand) verschlossen. Die Aufhängung der Klappen erfolgt über Bambusstöckchen, die in Vertiefungen der vordersten, etwas größeren Steine eingelegt sind und eine schwingende Bewegung ermöglichen. Hinter dem Kreis befindet sich die Milchschale, hinter dem Quadrat ein mit Milch getränktes Tuch

gen der beiden Tiere auszuschließen, kamen nur Verhaltensweisen zur Auswertung, die ein Tier alleine an einer Apparatur zeigte.

Die Versuche wurden in einem mit Wochenendhäusern besiedelten Gebiet, das an offene Felder und Wald angrenzte, durchgeführt (Pfaffenwiesbach bei Wehrheim, Taunus). Die jeweilige Versuchsapparatur wurde auf der mit Steinplatten bedeckten Terrasse eines solchen Wochenendhauses aufgestellt; diese Terrasse fiel mit einem grasbewachsenen Hang zur Rasenfläche des Gartens hin ab und war beiderseits mit Nadelbäumen umgrenzt. Die Tiere suchten die Futterstelle sowohl von der Rasenfläche her hangaufwärts wie auch unter dem seitlichen Bewuchs hervortretend auf. Die Beobachtungen wurden durch eine Glastür zur Terrasse vorgenommen, wobei eine hinter dem Beobachter brennende 60 Watt-Lampe die Apparatur hinreichend beleuchtete.

Als ,,Manipulationsproblem" wurde den Tieren eine mit Milch gefüllte, über die Futterschale geneigte und mit einem Korken verschlossene Flasche geboten; die vom ersten Schalenkontakt bis zum Öffnen der Flasche verstrichene Zeit wurde als Lernkriterium registriert (Abb. 1 A).

Für die Labyrinthdressur wurde ein aus weißen Mauersteinen konstruierter T- Gang verwendet (Abb. 1 B).

Zur Prüfung der optischen Diskriminationsfähigkeit wurden zwei mit Karton – Klappen verschlossene, aus weißen Mauersteinen konstruierte Wahlkammern geboten; die eine Klappe trug ein schwarzes Quadrat (4 × 4 cm), die andere – als positiver Hinweisreiz auf den Futterort – einen flächengleichen schwarzen Kreis (Abb. 1 C).

Pro Versuch, d. h. bei einem Test an einer Apparatur, wurde nur eine relativ geringe Milchmenge (max. 50 ml) geboten. Hatten die Tiere die Futterschale geleert, so verließen sie gewöhnlich freiwillig die Apparatur, verharrten jedoch meist in unmittelbarer Nähe unter tiefhängenden Zweigen, wo sie sich durch Schnaufen und Kratzgeräusche verrieten.

Zeitmessungen konnten sowohl bezüglich der Manipulationsfähigkeit wie auch im T- Gang zur Prüfung eines Lernfortschritts herangezogen werden, die korrekten Wahlen des Diskriminationsexperimentes lieferten direkt einen statistisch prüfbaren prozentualen Anteil an den gesamten Test-Durchgängen. Zur statistischen Bearbeitung der Daten wurden Korrelations- und Regressionsrechnungen sowie die Überschreitungswahrscheinlichkeiten einer Anzahl gegenüber einer Grundwahrscheinlichkeit herangezogen (Koller 1969).

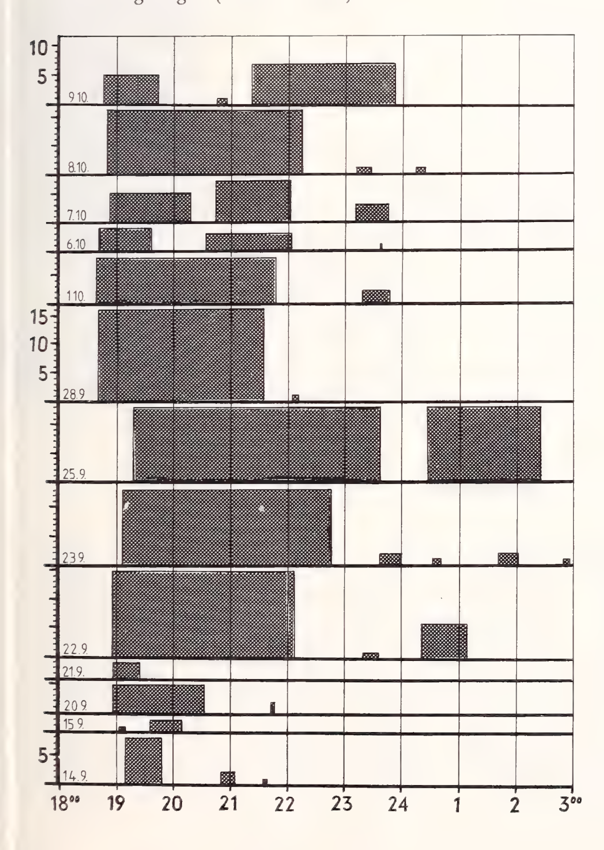



*Abb. 2.* Aktivitätsmuster der Frequentierung verschiedener Apparaturen an einigen Versuchstagen. Die Abszisse gibt den Beobachtungszeitraum in h an, die Ordinatenwerte der einzelnen Tage die Zahl von Besuchen an den Apparaturen im Abstand von maximal 30 min. Die Beobachtungen wurden gewöhnlich eine halbe bis 1 h nach dem letzten Erscheinen pro Tag abgebrochen, also nicht immer bis 3 Uhr ausgedehnt. Zu beachten ist die relative Konstanz des ersten Erscheinens mit einer zeitlichen Vorverschiebung ab dem 28. September

Auf speziellere Probleme der Methodik muß ergänzend im Ergebnisteil eingegangen werden. Etwas abweichend von der Reihenfolge der Experimente werden zunächst die nur mit Tier 2 durchgeführten Versuche geschildert.

## Ergebnisse

### Versuchszeiten und Aktivitäten

Wie bereits einleitend erwähnt, suchten die Tiere freiwillig und nach Maßgabe ihrer eigenen Aktivität die Apparaturen auf; dabei fiel das erste Erscheinen recht genau mit der einsetzenden Dämmerung (oder etwas früher) zusammen, die Hauptphase der Frequentierung entfiel dann auf einen Zeitraum vom ersten Erscheinen bis etwa 22 Uhr, konnte jedoch bis fast 24 Uhr erreichen. Die Beobachtungszeit wurde einige Male bis 3 Uhr ausgedehnt, lieferte dann aber in der Regel keine weiteren häufigen Besuche (Abb. 2).

### Manipulationsexperiment

Als erste Test-Serie wurde die zu entkorkende Flasche an der Stelle geboten, wo die Tiere bislang die Futterschale vorgefunden hatten. Die Daten wurden in diesem Fall, wie bereits erwähnt, allein von Tier 2 geliefert, das zunächst die Apparatur umkreiste, sich dann auf ca. 2,5 m entfernte und schließlich zurückkehrte. Nun wurde die leere Futterschale intensiv beschnüffelt und damit der für die Messung verwendete erste Schalenkontakt hergestellt, schließlich erfolgte ein intensives Strecken und Wittern in Richtung Korken, wobei das Tier mit den Vorderfüßen auf dem Rand und schließlich in der Schale stand. Dann wurde der Korken mit dem Maul gepackt und herausgezogen. Insgesamt war Tier 2 damit 70 s in unun-

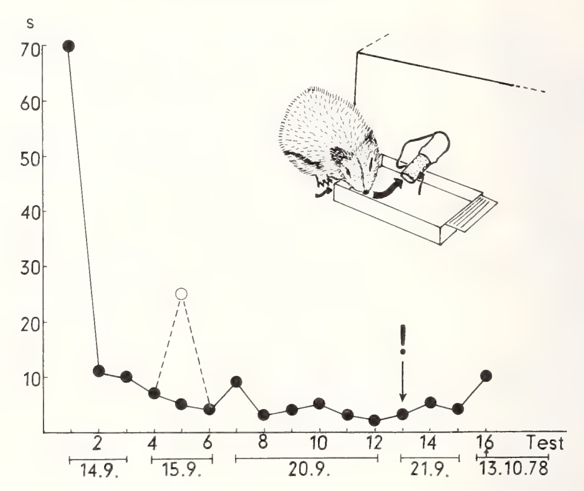



*Abb. 3.* Benötigte Zeit in s zwischen dem ersten Schalenkontakt und der erfolgten Öffnung der Flasche. Gewöhnlich konnte der Zeitraum zwischen dem Ergreifen des Korkens und der Öffnung wegen seiner Kürze nicht speziell erfaßt werden; im Falle von Test 5 steckte jedoch der Korken außerordentlich fest, das Ergreifen war bereits nach 5 s erfolgt, die Öffnung der Flasche durch heftiges Ziehen jedoch erst nach 20 s. Bei Test 13 wurde eine leere Flasche mit unbenutztem Korken geboten; zu beachten sind weiterhin die relativ konstanten Werte über unterschiedliche Testpausen (insbesondere von Test 15 zu 16). Die Skizze erläutert nach Maßgabe des adaptierten Verhaltens unterschiedliche Möglichkeiten der Zeitmessung zwischen erstem Schalenkontakt und dem Ergreifen des Korkens: Bei den früheren Testwerten wurde der erste Kontakt bereits durch Schnuppern an der Schale hergestellt und erst dann erfolgte die Orientierung zum Korken (dicker Pfeil), in der „Kann – Phase“ unterblieb dieses Schnuppern, der erste Schalenkontakt des zum Korken orientierten Tieres erfolgte nur durch die Berührung mit den Vorderextremitäten (kleiner Pfeil)

terbrochenem Schalenkontakt gewesen bis die Öffnung der Flasche erfolgt war, wobei zwischen dem Ergreifen des Korkens und der Öffnung gewöhnlich eine so kurze Zeitspanne lag, daß diese speziell nicht registriert wurde. Die als Zeitmaß definierte Spanne zwischen dem ersten Schalenkontakt und der Protokollnotiz „am Korken → auf" lieferte dabei in besonders eindeutiger Weise die einem Lernfortschritt zuzuordnenden Werte, da mit zunehmendem Können ein Beriechen der Schale entfiel, das Tier demzufolge sofort Richtung Korken orientiert war und der erste Schalenkontakt nur durch die Vorderfüße kurz vor Ergreifen des Korkens erfolgte.

Obwohl bei der ersten Orientierung zum Korken eine olfaktorische Komponente als Hinweisreiz nicht auszuschließen war, konnte durch Verwendung eines neuen Korkens und einer leeren und sorgfältig gereinigten Flasche gezeigt werden, daß in der „Kannphase" die eintrainierte Bewegung auch ohne weitere Reize beibehalten wurde.

Im Verhalten des Tieres gegenüber dem herausgelösten Korken trat – besonders in der Anfangsphase – eine starke Erregung zutage, die sich in einem längeren Verbeißen in den Korken äußerte und in einem Fall zum Verlassen der Apparatur und dem Verschleppen des Korkens unter Gebüsch führte. Für die weiteren Experimente wurde deshalb ein neuer Korken mit einer Schnur gesichert, die dann auch häufig zur Öffnung der Flasche benutzt wurde.

Die Zeitkurve demonstriert insbesondere den erstaunlich großen Übungsfortschritt, der schon von Test 1 zu Test 2 erreicht wurde (Abb. 3), die Abb. 4 und 5 dokumentieren ergänzend die erbrachte Manipulationsleistung.

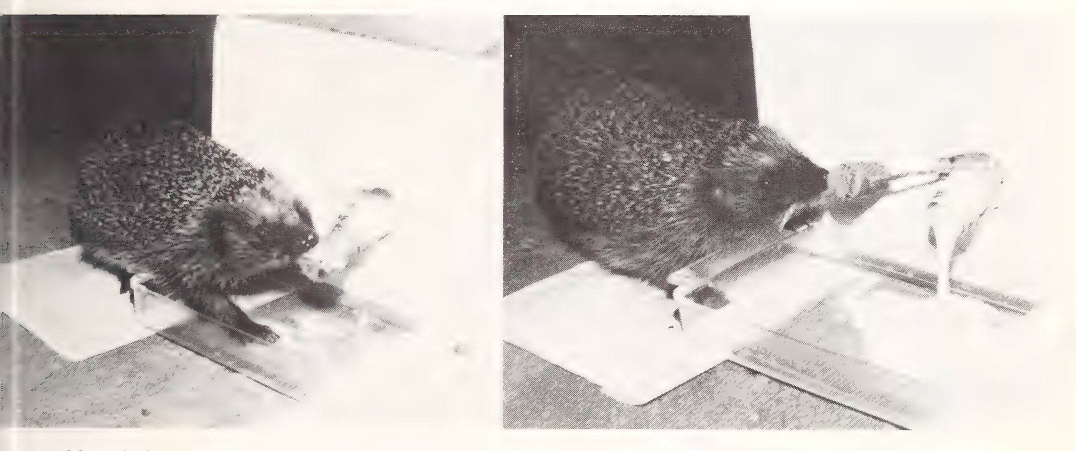


*Abb. 4 (links).* Orientierung zum Korken bzw. zur Schnur – *Abb. 5 (rechts).* Gerade erfolgte Öffnung

## T- Gang- Experiment

Zu Beginn des T- Gang- Versuches, der wieder mit Tier 2 durchgeführt werden konnte, wurde die gefüllte Schale zunächst in den Eingang des Labyrinths gestellt. Bei Annäherung des Tieres wurde die Schale dann vom Experimentator vorsichtig bis zum Wahlpunkt vorgezogen, wobei Tier 2 langsam folgte. Diese Prozedur, die erneut die Vertrautheit dieses Individuums demonstrierte, wurde noch einmal wiederholt. Für den dann anschließenden 1. Test befand sich die Milch im rechten Schenkel des T-Ganges. Zur Auswertung kam die jeweils benötigte Zeit vom Betreten des Labyrinthes bis zum Erreichen der Schale.

Bemerkenswert ist weiterhin, daß das Tier nachdem die Schale geleert war, nur bei den beiden ersten Tests den anderen Schenkel des T- Ganges aufsuchte bzw. noch einmal zur lee-

ren Schale zurückkehrte, anschließend wurde das Labyrinth immer auf dem kürzesten Wege verlassen.

Ab Test 19 wurde dann die schon reichlich verschmutzte Bodenplatte des T- Schenkels gedreht und die Milchschale auf die linke Seite gestellt. Damit führte eine – selbst für menschliche Nasen wahrnehmbare – Duftspur aus zertretenen Exkrementen und verspritzter Milch nun nach links, während in der rechten (milchlosen) Hälfte der Boden nahezu unberührt geblieben war; dennoch suchte das Tier in 13 s den rechten Schenkel auf! Nach längerem Schnuppern, intensivem Kratzen und kurzzeitigem Hinsetzen (!) wurde dann eine Drehung in den anderen Schenkel durchgeführt und schließlich die Milch erreicht. Erst nach mehreren Versuchen war vollständig ein Umlernen vollzogen worden, ein erneuter Seitenwechsel wurde dann schneller korrekt beantwortet (Abb. 6, 7).

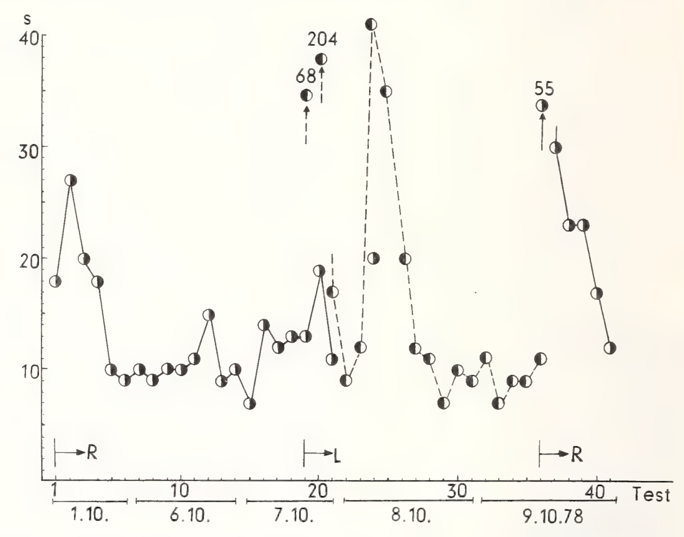



*Abb. 6.* Zeitwerte zwischen dem Betreten des T-Ganges und dem Erreichen der Milchschale im rechten (Test 1–18), linken (19–35) und wieder rechten Schenkel (36–41). Punkte mit rechten schwarzen Hälften entsprechen Läufen in den rechten Schenkel und umgekehrt; so wurde z. B. bei Test 19 (Milch links!) der rechte Schenkel in 13 s erreicht, das Auffinden der Schale im linken Schenkel war jedoch erst nach 68 s erfolgt

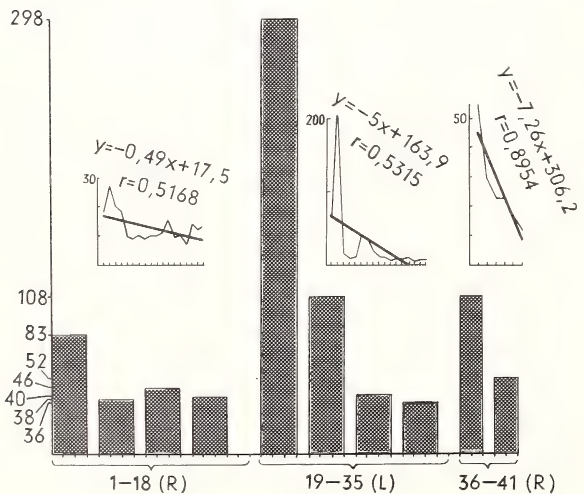



*Abb. 7.* Zusammengefaßte Zeitwerte von jeweils 4 (bzw. 3) Tests im T-Labyrinth sowie Regressionsgeraden und Korrelationskoeffizienten (r) der drei Versuchsabschnitte (R, L, R); zu beachten sind die Zunahmen der (negativen) Steigungen und r-Werte ($p < 0.05$)

## Diskriminationsexperiment

An der Diskriminationsapparatur fand sich zunächst Tier 1 ein. Zu diesem Zeitpunkt („Test 0") befand sich lediglich die gefüllte Schale hinter dem Kreis-Muster, die andere Kammer war noch nicht mit dem getränkten Tuch versehen worden. Ein olfaktorisch gesteuertes Auffinden der Milch war dadurch zweifellos erleichtert; bei der ersten Annäherung an die Apparatur war bereits ein intensives Wittern an der Außenwand der mit Milch versehenen Kammer zu beobachten, anschließend wurde erst an (genauer unterhalb) der Klappe mit dem Quadrat gerochen, dann am Kreis-Muster und schließlich wurde ohne weiteres Zögern diese Klappe aufgedrückt und die Milch erreicht.

Für die folgenden Tests wurde dann grundsätzlich die mit dem Quadrat gekennzeichnete Kammer mit einem milch-getränkten Tuch versehen, was zweifellos eine olfaktorische Orientierung erschwerte oder ausschloß; Tier 2 begann die Experimente mit dieser Anordnung.

Die Position der beiden Muster wurde nach einem vorher festgelegten Programm zufallsmäßig gewechselt, was pro Versuch die folgende Prozedur umfaßte: Beim Erscheinen des Tieres wurde zunächst protokolliert, von welcher Seite die Annäherung erfolgte und anschließend die Musterwahl oder bereits vor der Wahl auftretende auffällige Verhaltensweisen vermerkt. Dabei fiel auf, daß relativ häufig im Falle zögernder Wahlen ein intensives Sich – Kratzen und Schütteln vor der Apparatur auftrat; im Falle einer falschen Wahl hielten sich die Tiere gewöhnlich nicht lange in der mit dem milchgetränkten Tuch versehenen Kammer hinter dem Quadrat auf, sondern verließen diese, um sofort die Kammer mit dem Kreis zu betreten. War die Schale geleert, verließen die Tiere die Kammer, wobei es nur anfangs und überhaupt sehr selten dazu kam, daß die „Quadrat-Kammer" noch einmal betreten wurde; auch nach sofort richtigen Wahlen wurde gewöhnlich die andere Kammer nicht mehr beachtet. Nachdem die Tiere die Apparatur verlassen hatten, wurde Milch nachgefüllt und gegebenenfalls die Position von Schale und Tuch sowie Kreis und Quadrat gewechselt. Auch wenn das Programm einen solchen Wechsel nicht vorsah, wurde die Milchschale angehoben

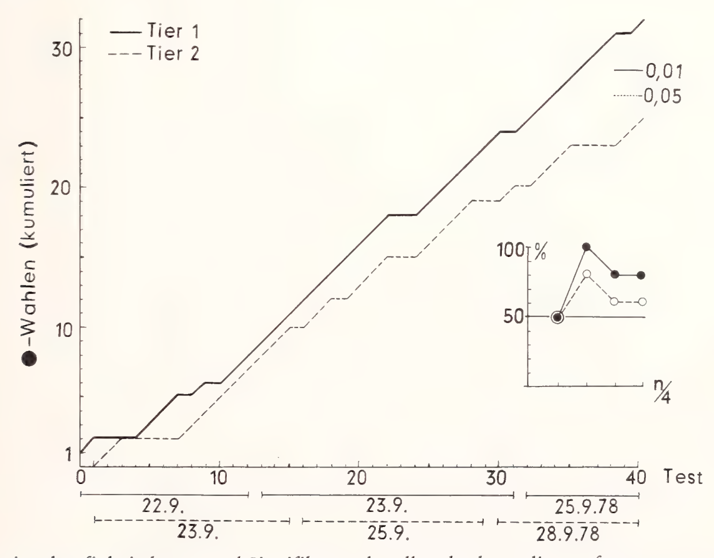



*Abb. 8.* Reaktionshäufigkeitskurve und Signifikanzschwellen der kumuliert aufgetragenen „richtigen" Wahlen im Diskriminationsexperiment; jede weitere positive Wahl im Laufe der Testserie läßt die Kurve um eine Einheit ansteigen. Das kleine Diagramm gibt die prozentualen Anteile positiver Wahlen für je 10 Tests an; zu beachten ist der parallele Verlauf der Kurven beider Tiere mit dem größten Lernfortschritt zwischen 1. und 2. Wert

und wieder abgestellt sowie mit den Stöckchen der Klappenaufhängung Geräusche erzeugt, so daß für die in der Nähe wartenden Tiere keine unterschiedliche ,,Geräuschkulisse" zwischen gewechselten und nicht gewechselten Mustern erkennbar war.

Die Ergebnisse des Diskriminationsexperimentes sind als kumuliert aufgetragener Lernfortschritt sowie prozentuale Anteile der richtigen Wahlen pro 10 Durchgängen in Abb. 8 dargestellt.

Während also für Tier 1 ein Lernerfolg als gesichert gelten muß, erreichte Tier 2 keinen hinreichenden Anteil sofort richtiger Wahlen. Zum Abschluß der Versuche durchgeführte Kontrollexperimente weisen jedoch auch für dieses Tier auf eine unterschiedliche Bewertung beider Muster hin. Für diese Kontrollen wurde zum einen weder Milch noch Tuch in den Kammern geboten (durch verspritzte Milch und Exkremente waren ohnehin beide Kammern ,,olfaktorisch angeglichen" worden!), zum anderen in jede Kammer eine Schale mit Milch gestellt. In beiden Fällen waren die Klappen von innen her durch Steine zusätzlich verschlossen, der ,,Arbeitsaufwand" also erheblich vergrößert. In beiden Fällen überwog die Aufenthaltshäufigkeit von Tier 2 vor dem Kreismuster, zuletzt wurde sogar diese Klappe ,,mit Gewalt" aufgezwängt und das Tier gelangte in die richtige Kammer (s. Tabelle)!

Ergänzend ist ein weiterer Kontrollversuch zu erwähnen, bei dem am Ende der Testserie Tier 1 auf jeder Klappe ein Quadrat geboten wurde (die linke Kammer war dabei mit Milch, die rechte mit dem getränkten Tuch bestückt); das sich von rechts der Apparatur nähernde Tier verharrte zunächst und betrat erst nach 8 s zögernd die rechte Kammer, verließ sie sofort

*Tabelle*

**Zwei Kontrollversuche mit Tier 2**

| | Zeitraum | s am Quadrat | s am Kreis |
|---|---|---|---|
| a. | 22.20 | 11 | – |
| | | – | 37 |
| | | 9 | – |
| | | – | 20 |
| | 22.22 | 17 | – |
| | 22.23 | – | 3 |
| | | 5 | – |
| | 22.23 | – | 9 |
| | 22.25 | 6 | – |
| | | – | 7 |
| | | 15 | – |
| | 22.27 | – | 39 |
| | $\Sigma$: | 63 | 115 |
| b. | 23.26 | 3 | – |
| | | – | 5 |
| | | 3 | – |
| | 23.26 | – | 31 |
| | $\Sigma$: | 6 | 36 |

Beide Klappen waren von innen durch Steine verschlossen, in (a) waren beide Kammern leer, in (b) beide mit Milch versehen. Angegeben sind die Wechsel zwischen beiden Mustern sowie die Aufenthaltsdauer pro Muster; das Tier verließ kurzzeitig mehrfach die Apparatur, am Ende von (b) wurde die richtige Kammer betreten

wieder, wechselte zur linken Klappe, verharrte dort erneut und kratzte sich heftig, wechselte zur rechten zurück ohne die linke Kammer betreten zu haben und entfernte sich schließlich zögernd. Insgesamt hatte Tier 1 drei min an der Apparatur verbracht, obwohl sonst das Betreten der richtigen Kammer meist in 3–5 s (gemessen vom Überschreiten der gedachten Linie zwischen den vordersten Begrenzungssteinen) erfolgt war.

## Diskussion

Zwei freilebende Exemplare von *Erinaceus europaeus* wurden diversen Lernversuchen unterzogen und erwiesen sich in Manipulations-, Labyrinth- und Diskriminationsaufgaben nach Maßgabe der Lerngeschwindigkeit und der erreichten Problemlösungen als außerordentlich lernfähig.

Zweifellos müssen günstige Voraussetzungen zur Durchführung der Experimente in Betracht gezogen werden, die zum einen in dem von den Tieren selbst bestimmbaren Rhythmus der Testfrequentierung und zum anderen in der der Spezies eigenen „Unbekümmertheit" im Verhalten, das ja in viel geringerem Maße als selbst bei Labortieren Fluchttendenzen und zögerndes Erkunden umfaßt, zu sehen sind. Da die Tiere mit der Position des Futterplatzes bereits vorher vertraut waren, konnte eine gewisse „Zielgerichtetheit" beim Erscheinen der Probanden ohnehin vorausgesetzt werden, die z. B. an der Flaschenapparatur zur intensiven, erkundenden Suche an und über der leeren Futterschale führte. Der Übungsfortschritt beim Lösen der Manipulationsaufgabe kann dabei durchaus als erfolgreiche operante Konditionierung (Skinner z. B. 1973, 1974) gesehen werden, da sich das Verhalten an der Apparatur zeitlich quantifizierbar auf die Handlung des Korkenöffnens (ohne Suchverhalten) zur Erlangung der Verstärkung einschränkte. Das erfolgreiche Öffnen beim ersten Versuch kann jedoch nicht als Folge zufälligen Probierens (wie etwa bei den „Schiebetürversuchen" von Herter) bezeichnet werden, da nach intensivem Beschnüffeln der Schale zwar langsam, aber doch eindeutig, eine Orientierung zum Korken erfolgt war. Es kann angenommen werden, daß in diesem Fall (wie auch im Labyrinthversuch und „Test 0" der Diskriminationsaufgabe) ein olfaktorisches Auffinden ermöglicht wurde; auf die dominierende Rolle des Geruchssinnes wurde wiederholt hingewiesen (z. B. Lindemann 1951; hier auch „Manipulationsleistungen" an beköderten Latten!). Daß solche der Umwelt entnommenen Hinweisreize dann im Zuge fortschreitenden Könnens nicht mehr benutzt wurden, sondern quasi „eingefahrene" Bewegungen alleine zum Einsatz kamen, dürfte sowohl vom Ergebnis des Kontrollversuchs mit leerer Flasche und völlig neuem Korken (Abb. 3, Test 13) wie auch beim Labyrinthverhalten im Falle vertauschter Seiten ableitbar sein; letzteres demonstrierte dann allerdings auch überzeugend die Fähigkeit zur Neuorientierung in Anpassung an die veränderte Situation (Abb. 6, 7). Die Resultate des Diskriminationsexperiments bestätigen die Feststellung Herters (1934), daß Igel auch relativ geringe optische Merkmale im Zuge einer Dressur beachten und bewerten können, was offenbar nicht nur für relative Bewertungen des Konturreichtums zu diskriminierender Muster gilt (Herter), sondern auch für unterschiedliche Muster gleicher Fläche und konstanter (nicht „aufgelöster") Konturen. Auffällig sind jedoch an den eigenen Befunden gegenüber früheren Arbeiten die hohe Lerngeschwindigkeit; auf das Problem der „Motivation" soll deshalb weiter unten ausführlich eingegangen werden. Bemerkenswert ist überdies die auf eine größere Lernkapazität hinweisende Tatsache, daß mehrtägige Pausen zwischen den Versuchen keine wesentlichen Leistungsverschlechterungen bewirkten und auch nach zwischengeschalteten anderen Aufgaben frühere Fertigkeiten noch präsent waren (Abb. 3, Test 16!). Die Möglichkeit der Konsolidierung von Engrammen während Versuchspausen bei Lernprozessen der Wirbeltiere ist überdies zu bedenken (z. B. Rensch 1973); daß Gelerntes mindestens mehrere Wochen erhalten bleiben kann, berichtet auch Herter (1933) von *Erinaceus*.

Labyrinth- (und Diskriminations-)Versuche nach dem Prinzip der Zweifachwahl können

allgemein durch bereits „spontan" vorhandene oder sich im Zuge einer Dressur ausbildende „reaktive" Seitenstetigkeiten überlagert und erschwert werden (SCHÄFER 1975, 1976a, 1976b). Auch bei Igeldressuren wurde von entsprechenden Seitenpräferenzen berichtet (HERTER 1933, 1934; SGONINA 1936; LINDEMANN 1951). Ähnliche Phänomene müssen natürlich auch in Bezug zu dem vorliegenden Diskriminationsexperiment bedacht werden; wie bereits erwähnt, wurde die Annäherungsrichtung zur Apparatur jeweils vermerkt und diese kann in Relation zur Seite der Musterwahl untersucht werden, genauso natürlich die Verteilung der Wahlen auf die beiden Klappen allgemein. Dabei ist festzustellen, daß bei beiden Tieren keine Beziehung zwischen der Annäherungsrichtung und der Position bzw. Wahl des positiven Musters zu erkennen war, wohl aber näherte sich Tier 2 überwiegend von rechts (35 mal von 40 Tests) und lieferte 25 Wahlen der rechten Kammer, während sich Tier 1 22mal von rechts und 18mal von links der Apparatur näherte und seine Wahlen überwiegend nach der Position des Kreismusters orientierte. Man wird also bei Tier 2 eine gewisse „Rechtslastigkeit" vermuten dürfen, die die Zahl richtiger Wahlen reduzierte, wobei der im Grunde geringe „Arbeitsaufwand", nach einer falschen Wahl in die Nachbarkammer zu wechseln, von diesem Individuum in Kauf genommen wurde; zur dennoch erfolgenden ungleichen Bewertung der beiden Muster sei an Tab. 1 erinnert! Neben einer außerdem möglichen Strategie zufallsmäßigen Probierens ist überdies die von Primaten berichtete „win – stay – lose – shift"-Methode (SCHUSTERMANN 1962, 1963; MACKINTOSH 1974) in Betracht zu ziehen, bei der ein Seitenwechsel immer erst als Folge einer negativen Erfahrung auftreten kann. Die realen Wahlfolgen sind in Abb. 9 einigen theoretisch möglichen Strategien gegenübergestellt.

Auf die durch die vorliegenden Untersuchungen belegten raschen Lernfortschritte und die Möglichkeit, auch im einfachen T-Gang Zeitmessungen als Lernkriterium heranzuziehen (im Gegensatz zu den Labyrinthversuchen von HERTER 1934), wurde bereits hingewiesen. Für Lernexperimente ist allgemein zu bedenken, daß der Nachweis der Lernleistung (bzw. Lernfähigkeit) nur über die Quantifizierbarkeit von Handlungen (Operanten) erfolgen kann, deren „abhängige Verhaltensvariablen" (HULL 1952) als Latenz, Amplitude und

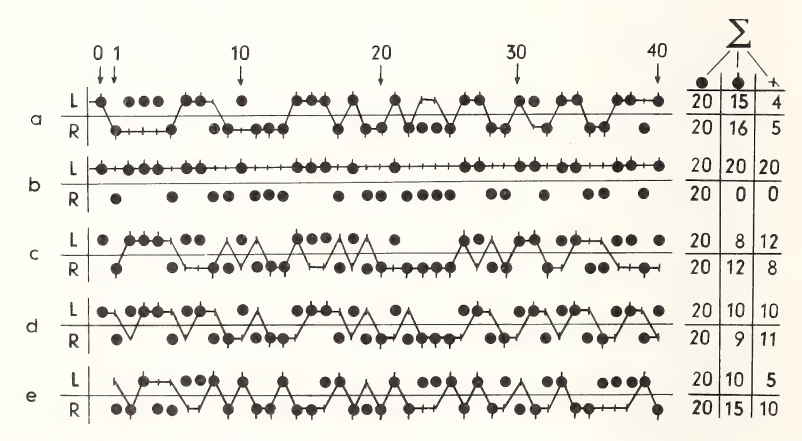



*Abb. 9.* Reale und theoretisch mögliche Wahlfolgen im Diskriminationsexperiment. Die Positionen der Punkte entsprechen jenen des Kreismusters (links oder rechts: L, R) in der Testfolge 0 bzw. 1 bis 40. Die jeweils erfolgenden Wahlen sind durch Linien verbunden und durch kleine senkrechte Striche gekennzeichnet; die Spalten rechts geben die Summenwerte für L und R an: Punkt = Positionen des Musters, Punkt mit Strich = richtige Wahlen, Strich allein = falsche Wahlen. a: Reale Werte von Tier 1 mit überwiegend richtigen Wahlen und keiner erkennbaren Seitigkeit; b: Theoretisch angenommene konstante L – Seitigkeit; c: Wahlverteilung entsprechend einer durch Münzwurf ermittelten „Zufalls – Strategie"; d: „Win – stay – lose – shift – Strategie" (theoretisch), bei der das Tier jede positive Verstärkung mit einem Beibehalten der Seitenwahlen und jede negative Verstärkung mit einem Wechsel beantworten würde; e: Reale Werte von Tier 2 mit einem größeren Anteil von R – Wahlen

Frequenz nach Maßgabe der Verstärkungsgeschichte eine signifikante Veränderung erfahren. Über die Geschwindigkeit eines Lernfortschrittes entscheidet jedoch keineswegs die potentielle Lernfähigkeit in konstanter Weise, sondern vielmehr die Frage, ob der zu einem bestimmten Zeitpunkt eingesetzte Verstärker auf einen zu diesem Zeitpunkt maximalen Mangelzustand (Bedürfnis) trifft und diesen schrittweise und nach Maßgabe eines (verstärkten) emittierenden Operanten abzubauen vermag. Dabei wird die Wirksamkeit der Verstärkung in dem Maße reduziert, wie mittels des verstärkten Operanten über den Erhalt der Verstärkung der Mangelzustand beseitigt wird und damit die Reaktionsbereitschaft erlischt. Rein funktional kann diese Reaktionsbereitschaft als ,,Geschichte und Effekt einer Deprivation" (Skinner 1973, 1974) definiert werden, z. B. als Dauer des Nahrungsentzuges. Die nicht unmittelbar aus äußeren Reizkonstellationen ableitbaren, ein (Lern-)Verhalten hinsichtlich Richtung und Intensität beeinflussenden Variablen können jedoch auch unter dem Begriff ,,Motivation" zusammengefaßt werden, wobei diese als Phase des Aktivitätskontinuums eines Organismus mit Einflüssen auf Intensitäts-, Richtungs- und Formveränderungen jeglicher Aktivität erkennbar wird (Foppa 1965; Schäfer 1980, im Druck). Motivation als ,,Ergebnis einer Verstärkung und der Vorenthaltung des Verstärkers" (Correl 1971) wird entsprechend dann als bestimmend für ein Verhalten erkennbar, wenn nur bestimmte, dem Erhalt einer Verstärkung zuzuordnende Handlungen allein und emittierend auftreten. Bei den vorliegenden Experimenten kann allein aus der Tatsache des häufigen (und freiwilligen) Aufsuchens der Apparaturen in diesem Sinne auf eine eindeutige Motivation geschlossen werden, die die beobachteten Lernfortschritte und die Brauchbarkeit des Zeitkriteriums erklären dürfte. Bestimmt hingegen der Experimentator zwanghaft den Beginn eines Versuches, so muß mit unterschiedlichen Reaktionsbereitschaften (Flucht, Erkunden, Schlafen, etc.) gerechnet werden, die die Einengung auf das zu verstärkende Verhalten zumindest erschweren. In diesem Sinne muß die Möglichkeit zur Arbeit mit freilebenden Individuen von *Erinaceus europaeus* als besonders günstige Voraussetzung der geschilderten Experimente hervorgehoben werden.

## Zusammenfassung

Die Lernleistungen zweier freilebender Individuen von *Erinaceus europaeus* L. wurden in einem Manipulations-, einem Labyrinth- und einem Diskriminationstest untersucht. Die Tiere konnten nach Maßgabe ihrer eigenen Aktivität und Motivation die im Freien aufgestellten Apparaturen aufsuchen; als positive Verstärkungen wurde jeweils eine geringe Menge Milch eingesetzt.

Als Manipulationsaufgabe wurde eine mit einem Korken verschlossene Flasche geboten; die Zeitspanne zwischen der ersten Berührung der unter der Flasche aufgestellten Futterschale und dem Ergreifen und Herausziehen des Korkens konnte als Kriterium eines schnellen Übungsfortschritts herangezogen werden.

Zur Quantifizierung der Lernleistungen in einem einfachen T- Labyrinth konnte die benötigte Laufzeit verwendet werden; ein Umstellen der Milchschale in den anderen Schenkel bewirkte nach einer Trainingsphase zunächst Läufe zur nun leeren Seite, obwohl eine olfaktorische Orientierung zweifellos möglich gewesen wäre; ein Umlernen erfolgte in kurzer Zeit.

Zur Prüfung der optischen Diskriminationsfähigkeit wurden zwei mit Klappen verschlossene Wahlkammern benutzt; als positiver Hinweisreiz diente ein schwarzer Kreis auf der einen Klappe gegen ein schwarzes Quadrat auf der anderen. Nur ein Tier erreichte in 40 Tests einen signifikanten Anteil positiver Wahlen, die Aufenthaltshäufigkeit des zweiten Tieres erwies sich jedoch (trotz des nicht hinreichenden Anteils korrekter Wahlen) in Kontrollexperimenten als überwiegend dem positiven Muster zugeordnet.

Die auffallend raschen Lernfortschritte wurden in Bezug zum ,,Motivationsproblem" gefangener und freilebender Versuchstiere diskutiert.

## Literatur

Correl, W. (1971): Lernen und Verhalten, Grundlagen der Optimierung von Lernen und Lehren. Frankfurt a. M.: G. Fischer.

Dimelow, E. J. (1963): The Behaviour of the Hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) in the Routine of Life in Captivity. Proc. Zool. Soc. Lond. **141**, 281–289.

Dröscher, V. B. (1978): Die Tierwelt unserer Heimat. Faszinierende Ergebnisse der Verhaltensforschung. Hamburg: Hoffmann und Campe.

Foppa, K. (1965): Lernen, Gedächtnis, Verhalten. Ergebnisse und Probleme der Lernpsychologie. Köln, Berlin: Kiepenheuer und Witsch.

Herter, K. (1933): Dressurversuche mit Igeln (I. Orts-, Helligkeits- und Farbendressuren). Z. vgl. Physiol. **18**, 481–515.

— (1934): Dressurversuche mit Igeln (II. Form-, Helligkeitsdressuren, Farbenunterscheidung, Labyrinthversuche, Rhythmus- und Selbstdressuren). Z. vgl. Physiol. **21**, 450–462.

— (1967): Die Insektenesser. In: Grzimeks Tierleben, Enzyklopädie des Tierreichs. Bd. X, 183–263, Zürich: Kindler.

Hull, C. L. (1952): A Behavior System. New Haven: Yals Univ. Press.

Koller, S. (1969): Neue graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Darmstadt: Steinkopff.

Lindemann, W. (1951): Zur Psychologie des Igels. Z. Tierpsychol. **8**, 224–251.

Mackintosh, N. J. (1974): The Psychology of Animal Learning. London: Acad. Press.

Poduschka, W. (1969): Ergänzungen zum Wissen über *Erinaceus e. roumanicus* und kritische Überlegungen zur bisherigen Literatur über europäische Igel. Z. Tierpsychol. **26**, 761–804.

Rensch, B. (1973): Gedächtnis, Begriffsbildung und Planhandlungen bei Tieren. Berlin, Hamburg: Paul Parey.

Schäfer, M. W. (1975): Analyse der Lernleistungen und Spontantendenzen weißer Mäuse in T-Gang-Systemen. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., Karlsruhe 1975, 155.

— (1976 a): Aspects of Spontaneous Orientation and Bias in the Maze – Behaviour of *Lithobius forficatus* L. (Myriapoda, Chilopoda) and the White Mouse (*Mus musculus* L.) Monitore Zool. Ital. (N. S.) **10**, 205–217.

Schäfer, M. W.; Quinten, M. (1976 b): Zur „Händigkeit" und Labyrinthorientierung weißer Mäuse. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., Hamburg 1976, 269.

Schäfer, M. W. (1980): Verhalten: Lernen. In: Biologie – eine Vorlesungsreihe für Mediziner und Naturwissenschaftler. Weinheim: Verlag Chemie (im Druck).

Schustermann, R. J. (1962): Transfer Effects of Successive Discrimination-Reversal Training in Chimpanzees. Science **137**, 422–423.

— (1963): The Use of Strategies in Two-Choice Behavior of Children and Chimpanzees. J. comp. Physiol. Psychol. **56**, 96–100.

Sgonina, K. (1936): Über das Lernen von Meerschweinchen (*Cavia cobaja* und *Cavia aperea*) und Igeln (*Erinaceus europaeus*). Zool. Anz. **114**, 168–173.

Skinner, B. F. (1973): Wissenschaft und menschliches Verhalten. München: Kindler.

— (1974): Die Funktion der Verstärkung in der Verhaltenswissenschaft. München: Kindler.

*Anschrift des Verfassers:* Doz. Dr. M. Walter Schäfer, Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt a. M.

# Thermoregulation, oxygen consumption, heart rate and evaporative water loss in the thick-tailed bushbaby (Galago crassicaudatus Geoffroy, 1812)

By E.F. Müller and H. Jaksche

*Institut Biologie III der Universität Tübingen, Abt. Physiologische Ökologie*

*Receipt of Ms. 15. 10. 1979*


## Abstract

Studied were thermoregulation, oxygen consumption, evaporative water loss and heart rate in the thick-tailed bushbaby (*Galago crassicaudatus*). $O_2$-consumption was lowest at ambient temperatures ($T_a$) from 25–31°C. Within this thermoneutral zone (TNZ) the basal metabolic rate (BMR) was only 71% of the value expected from body mass. At $T_a$ = 5°C $O_2$-consumption nearly doubled. The body temperature ($T_b$) exhibited a marked day-night-rhythm. The mean resting $T_b$ was 36,6°C; during activity the mean level rose to 37,7°C. Low ambient temperatures did not affect the body temperature, whereas at $T_a$ = 38°C $T_b$ rose to above 40°C. The thermal conductance was not constant below the lower critical temperature. At $T_a$ = 5–10°C it was 16% below the expected value. Total evaporative water losses (TEWL) did not differ significantly at ambient temperatures from 5–28°C (mean value 0,779 ml $H_2O$ per kg and hour). Higher ambient temperatures caused a steep increase in TEWL (to the 4,6fold at 38°C). However, at $T_a$ = 38°C only $^2/_3$ of the endogenous heat production could be dissipated by evaporation. TEWL at high ambient temperatures was mainly raised by an increase of the respiratory frequency; also salivation occurred. Mean resting heart rate within the TNZ was 110,9 beats·$min^{-1}$; minimal values were measured with 80–85 beats·$min^{-1}$. Between $T_a$ = 25–20°C the increased oxygen transport was achieved by a rise of the oxygen pulse, whereas from 20–15°C cardioacceleration was the most important factor. The results are discussed with special regard to the ecological situation in the tropical rainforest and the different modes of locomotion within the prosimian families Galagidae and Lorisidae.


## Introduction

Present data suggest different levels of basal energy metabolism within the prosimian families Lorisidae and Galagidae: Whereas the slow-moving Lorisidae have a basal heat production of only 40–60% of the mammalian standard (Hildwein and Goffart 1975; Müller 1975, 1979; Whittow et al. 1977), the active leaping Galagidae show a reduction to 70–80% of the standard (Hildwein 1972; Dobler 1976, 1978). Additionally in the Galagidae the body temperature is at a higher level and is regulated more precisely (Dobler 1978). These physiological differences are presumably connected with the essential differences in the mode of locomotion within the two families (Müller 1979).

The hitherto existing studies, however, only dealt with the smaller species of bushbabies, thus leaving the possibility that the different levels occurred at least partly due to the different body masses of the investigated species. To fill this gap we, therefore, examined the basal metabolism and the thermoregulatory abilities of the thick-tailed bushbaby; this species is of similar size as potto and slow loris and is midway between the two types of locomotion (Bearder and Doyle 1974).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4505-0269 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 269–278
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## Materials and methods

Three adult male *G. crassicaudatus* were used in this study. The animals were caught in Kenia during spring 1978. From June 1978 on they were kept single in cages of 150 × 100 × 60 cm in our laboratory in Tübingen. The room temperature was regulated at 25 ± 1 °C and the relative humidity at 70 ± 10%. The light regime followed a 13:11 L:D cycle with the dark phase from 7 p. m. till 6 a. m. Food consisted mainly of bananas, apples, carrots, lettuce and mealworms; it was supplemented with minced meat and a pap of baby food, honey and raw eggs. Drinking water was always available. Vitamins and minerals were regularly added. Under these conditions the animals kept a constant mean body mass of 950 g.

For measuring the rectal temperatures we used a thermistor (Testotherm; digital 2500) which could be inserted to a depth of 8 cm. To reveal the daily variations, the body temperatures were taken in the animal room; at most 4 measurements were made during a 24 h period. Body temperatures after exposure to the various ambient temperatures were measured within 1 minute after opening the temperature cabinet.

For the simultaneous registration of oxygen consumption, heart rate and evaporative water loss the bushbabies were placed in a plexiglass container (volume 21,5 l) within a temperature cabinet (Ehret), where ambient temperatures could be regulated to ± 0,5 °C; the temperature within the animal box was continuously monitored.

Dried air ($CaCl_2$-column) was drawn through the animal box at constant rates from 80–187 l/h (STPD) depending on the various temperatures; flow rates were controlled with Rotameters (Rota). $O_2$-consumption was measured with a Beckman G 2 oxygen analyzer. All values of $O_2$-uptake were converted to STPD, but no correction was made for the small error introduced if the respiratory quotient did not equal 1.

Evaporative water losses were calculated from the different water content of the air entering and leaving the animal container. For this purpose two measuring units, each consisting of a hygro- and temperature-sensor (Nova-Sina equi-Hygro-Scope, eMPF-4/TAL), were placed in the air stream. The measured data were continuously monitored with a multi-channel recorder (Fig. 1). By knowing the rate of air flow, the relative humidities and the temperatures of the incoming and outgoing air it was possible to calculate the amount of water evaporated by the animals. Urine and faeces were caught under paraffin oil, such minimizing their contribution to the water vapour pressure. Relative humidity in the animal box thus varied from 38–98% depending on the various temperatures and could be kept below the dew point by adjusting the air flow.

The heart rate was measured by telemetry in the manner described elsewhere (Müller et al. 1979).

All experiments were performed during the resting period of the bushbabies (8 a. m. –3 p. m.). At ambient temperatures below 35 °C the animals usually fell asleep after about 30 minutes. Evaluation of oxygen consumption, heart rate and evaporative water loss, however, only started after an equilibration time of 2 hours. If not stated otherwise, the given data represent mean values during the subsequent period of about 3 hours, except for high ambient temperatures, where some experiments had to be stopped prematurely to spare the animals.

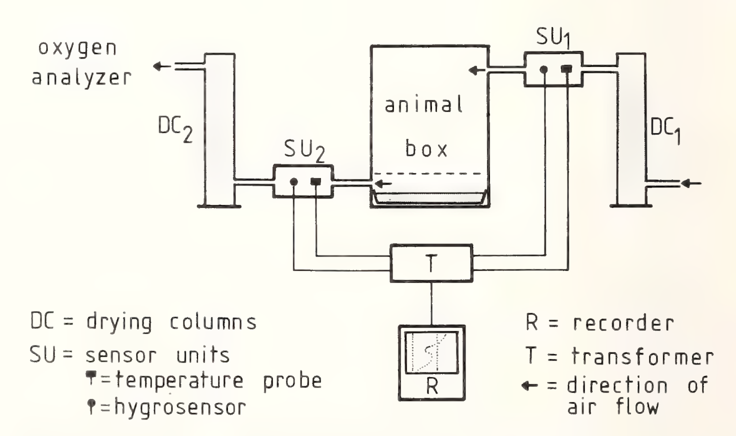



*Fig. 1.* Experimental arrangement for the continuous measurement of evaporative water loss. The bushbabies lay on a wire mesh which was coated with synthetic resin. Faeces and urine were caught under paraffin oil

## Results

### Daily cycle of body temperature

The body temperature of the thick-tailed bushbaby follows a marked day-night-rhythm (Fig. 2). The mean $T_b$ during the resting period was 36,6 ± 0,5 °C; the lowest values were found between 7–8 a. m. with 35,6 °C. During the activity at night the mean $T_b$ rose to 37,7 ± 0,3 °C; the highest body temperatures were measured at 11 p. m. and 4 a. m. with 38,3 °C. However, if the animals were excited, the body temperature sometimes exceeded 39 °C.

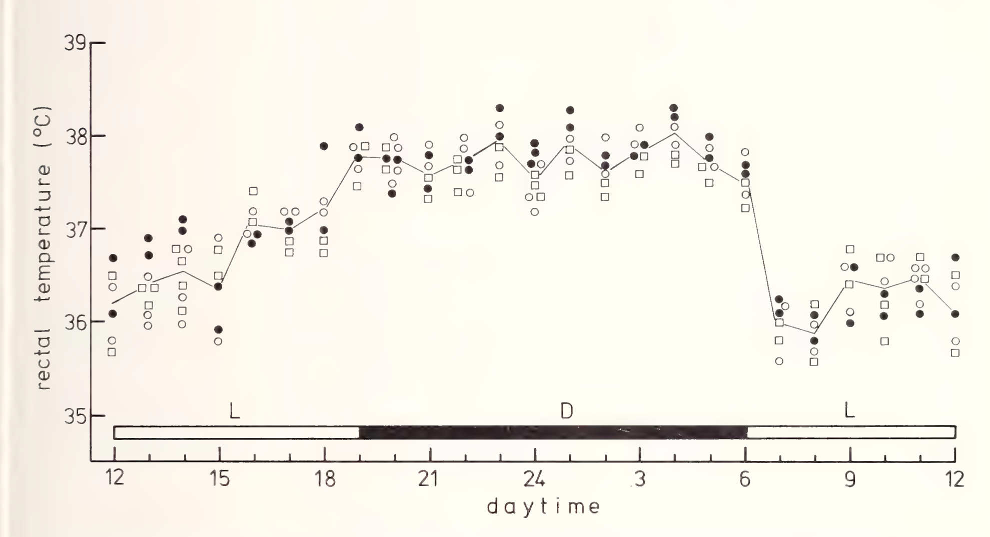



*Fig. 2.* Daily cycle of rectal temperature of three male *G. crassicaudatus*. Single measurements (symbols) and mean values (line). □ = male 1 (920 g); ○ = male 2 (900 g); ● = male 3 (1020 g)

### Thermoregulation

Exposure to ambient temperatures from 5–28 °C did not affect the body temperature; it remained within the normal resting range (Fig. 3). Ambient temperatures above 28 °C, however, led to a marked increase of $T_b$. At $T_a$ = 35 °C the bushbabies showed signs of severe heat stress and increasing restlessness. After 3 ½ h at $T_a$ = 38 °C the body temperature of one animal had risen to 41,4 °C; the muscles were nearly atonic and – back in its cage – the bushbaby immediately began to drink.

### Oxygen consumption

Oxygen consumption was lowest at ambient temperatures from 25–31 °C (Fig. 4). Within this thermoneutral zone the mean $O_2$-uptake was 0,434 ml $O_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ (= 8,72 $kJ \cdot kg^{-1} \cdot h^{-1}$); this is only 71 % of the value predicted from body mass (Kleiber 1961). Below the lower critical temperature (25 °C) $O_2$-consumption followed the regression line (method of least squares): Y (ml $O_2$ per g and h) = 0,941–0,019 · $T_a$ (°C), correlation coefficient = –0,99.

Between $T_a$ = 31–35 °C $O_2$-consumption rose continuously and at $T_a$ = 38 °C the increased internal heat production led to the above mentioned threatening rise of the body temperature.

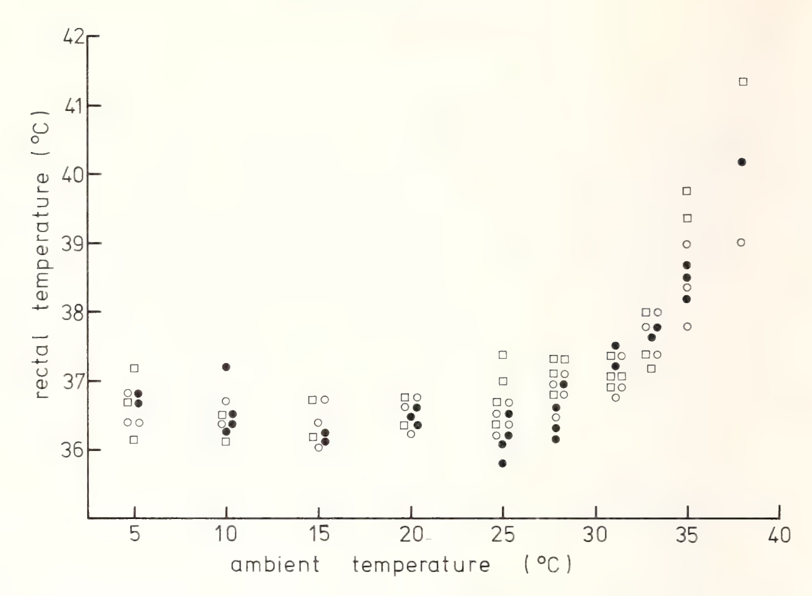



*Fig. 3.* Rectal temperatures after exposure (3–6 h) to ambient temperatures from 5–38 °C. Same symbols as in Fig. 2

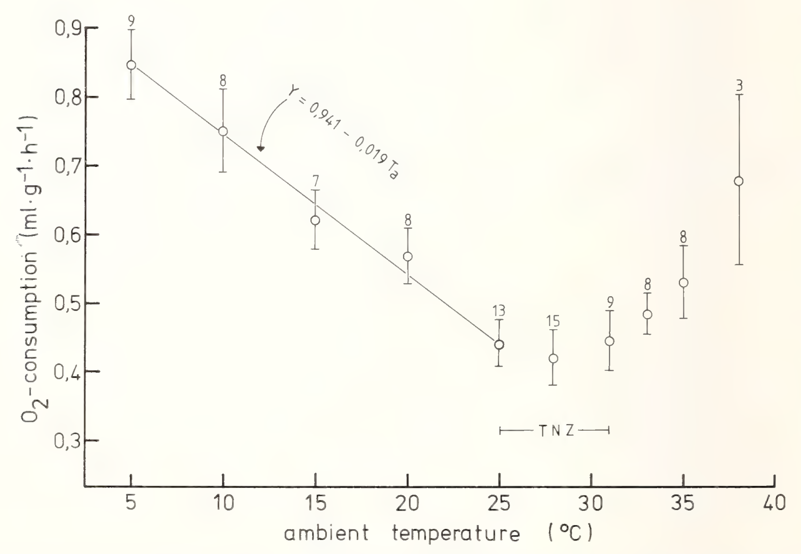



*Fig. 4.* Oxygen consumption (mean ± S. D.) at ambient temperatures from 5–38 °C. The small figures indicate the number of measurements at the various ambient temperatures. Also given is the range of the thermoneutral zone (TNZ) and the regression line for temperatures below 25 °C

## Thermal conductance

The thermal conductance was not constant below the lower critical temperature (Table 1). After a marked initial drop at ambient temperatures from 25–20 °C, the decrease became less between 20–10 °C. A further fall of $T_a$ from 10–5 °C did not affect the conductance.

*Table 1*

**Thermal conductance ($C = \frac{V_{O_2}}{T_{re} - T_a}$ ml $O_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1} \cdot °C^{-1}$) below the thermoneutral zone**

Mean values ± S. D.

| $T_a$(°C) | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 |
|---|---|---|---|---|---|
| C | 0,027 ± 0,002<br>n = 8 | 0,027 ± 0,002<br>n = 8 | 0,03 ± 0,003<br>n = 7 | 0,033 ± 0,003<br>n = 8 | 0,039 ± 0,004<br>n = 12 |
| $C/C_{th}$* | 0,84 | 0,84 | 0,94 | 1,03 | 1,22 |

*$C_{th} = 1,02 \cdot W^{-0,505}$ (Herreid and Kessel 1967).

The variable nature of the thermal conductance in *G. crassicaudatus* leads to the situation that at $T_a$ = 25 °C it is 22 % above and at $T_a$ = 5–10 °C 16 % below the expected value according to the formula of HERREID and KESSEL (1967).

## Evaporative water loss

The amount of water lost by evaporation was not significantly different at ambient temperatures from 5–28 °C (Table 2). Within this temperature range the average evaporative water loss was 0,779 ml $H_2O \cdot kg^{-1} \cdot h^{-1}$. At higher ambient temperatures TEWL increased steeply to about the 2,5fold at $T_a$ = 35 °C and to the 4,6fold at $T_a$ = 38 °C. However, as can be seen from the ratio E/M, at $T_a$ = 33 °C only 1/3 and at $T_a$ = 38 °C 2/3 of the internal heat production could be dissipated through evaporative pathways.

*Table 2*

**Evaporative water loss (TEWL) and ratio of heat loss via evaporation to internal heat production (E/M)**

Mean values ± S. D.

| $T_a$ (°C) | n | TEWL $\frac{ml\ H_2O}{kg \cdot h}$ | TEWL $\frac{mg\ H_2O}{ml\ O_2}$ | E/M |
|---|---|---|---|---|
| 5 | 8 | 0,79 ± 0,13 | 4 ± 0,53 | 0,11 |
| 10 | 7 | 0,82 ± 0,12 | 4,47 ± 0,83 | 0,13 |
| 15 | 7 | 0,71 ± 0,09 | 4,9 ± 0,89 | 0,14 |
| 20 | 8 | 0,79 ± 0,14 | 5,83 ± 1,12 | 0,17 |
| 25 | 12 | 0,77 ± 0,08 | 7,1 ± 0,69 | 0,21 |
| 28 | 13 | 0,79 ± 0,09 | 7,93 ± 0,75 | 0,22 |
| 31 | 9 | 1 ± 0,18 | 10,33 ± 1,67 | 0,27 |
| 33 | 8 | 1,3 ± 0,12 | 11,17 ± 0,46 | 0,32 |
| 35 | 8 | 1,94 ± 0,34 | 14,63 ± 1,17 | 0,44 |
| 38 | 3 | 3,61 ± 0,96 | 21,63 ± 0,67 | 0,63 |

## Thermoregulatory behaviour

At ambient temperatures from 15–28 °C the bushbabies slept in a curled up position on the side, the long bushy tail covering parts of the body and the face. When exposed to lower temperatures the animals several times were seen sitting on the back but still showing the curled up posture. Shivering then was clearly visible.

At temperatures above 28 °C the bushbabies gradually gave up the ball-like posture to

facilitate heat loss. At $T_a$ = 35 °C they started salivating and licking hands and belly; they were repeatedly watched rubbing the wetted hands over the face. Additionally the respiratory frequency was raised: At $T_a$ = 38 °C periods of panting occurred with more than 250 breaths · $min^{-1}$ (visual observation).

## Heart rate

Within the thermoneutral zone the average heart rate was 110,9 ± 16,2 beats · $min^{-1}$ (Fig. 5). Minimal values, however, were considerably lower: 80–85 beats · $min^{-1}$ for periods of at least 5 minutes. With falling ambient temperatures the mean heart rate rose to about 160

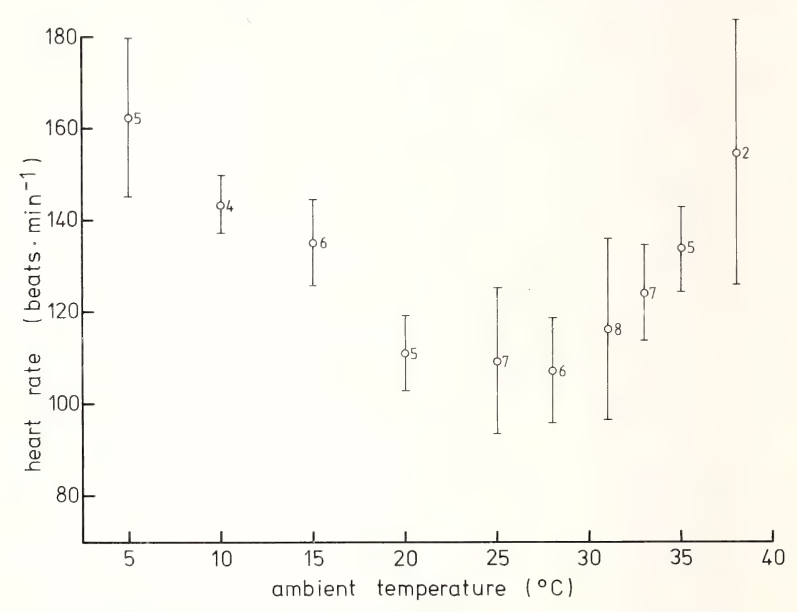



*Fig. 5.* Heart rate (mean ± S. D.) at ambient temperatures from 5–38 °C. The small figures indicate the number of measurements at the various ambient temperatures. From each experiment the mean value was calculated over a period of at least 40 min

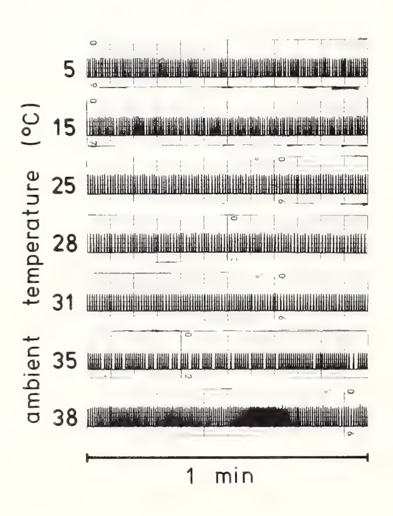



*Fig. 6.* Heart beat pattern at various ambient temperatures. Note the marked respiratory arrhythmia which became attenuated only at low and high ambient temperatures

beats · $min^{-1}$ at $T_a$ = 5 °C, the increase between 25–20 °C, however, being only slight. High ambient temperatures caused a sharp rise of the heart rate which occasionally exceeded 300 beats · $min^{-1}$. Over the whole range of ambient temperatures the heart beat pattern showed respiratory arrhythmia indicating a predominance of the vagus nerve (Fig. 6).

### Oxygen transport in the blood

From 25–31 °C the mean oxygen pulse was 62,2 µl · $beat^{-1}$, differing not much from the value predicted from body mass if calculated after the combined formulas of KLEIBER (1961) and WANG and HUDSON (1971). Between 25–20 °C the oxygen pulse rose markedly, whereas the contribution of heart rate to the increased oxygen transport was only 0,7% (Table 3). When the ambient temperature dropped from 20–15 °C, however, the oxygen pulse decreased and accordingly the increase of the heart rate became the most important factor for the enlarged oxygen transport. To a further fall of the ambient temperature the bushbabies reacted with both cardioacceleration and a rise of the oxygen pulse.

*Table 3*

**Oxygen pulse and contribution of heart rate to the increased oxygen transport below the thermo neutral zone**

Calculated after the formula of BARTHOLOMEW and TUCKER 1963

| $T_a$ (°C) | mean heart rate beats · $min^{-1}$ | oxygen pulse µl · $beat^{-1}$ | contribution of heart rate (%) A* | B* |
|---|---|---|---|---|
| 5 | 162,3 | 83,4 | 57,6 | 70,3 |
| 10 | 143,3 | 79 | 52 | 41,1 |
| 15 | 135,1 | 72,6 | 56,6 | 147,2 |
| 20 | 111,1 | 78 | 0,7 | 0,7 |
| TNZ | 110,9 | 62,2 | – | – |

*A = in relation to the TNZ; B = in relation to the next higher T.

## Discussion

From this study it emerges that the basal metabolic rate of the thick-tailed bushbaby is reduced to about the same level below the value predicted from body mass as it is in the other Galagidae (20–30%); it thus differs markedly from similar-sized Lorisidae, where the reduction amounts to 40–60%. It, therefore, can be excluded that the different levels of BMR in these two prosimian families are based upon the different sizes of the various species. It seems rather probable that the differences are related to the different types of locomotion as was already suggested by MÜLLER (1979): The Galagidae try to escape from predators mainly by quick flight using their ability for jumping over long distances; the Lorisidae, on the other hand, try to avoid detection by enemies, a strategy which is largely favoured by their sluggish movements (CHARLES-DOMINIQUE 1971).

The higher degree of alertness and mobility in the Galagidae might only be compatible with a higher level and a more precise regulation of the body temperature, a situation which also requires a higher basal heat production. This view is supported by our results in *G. crassicaudatus*: Like in other Galagidae the resting as well as the activity level of the body temperature is about 1–2 °C above that of the Lorisidae (HILDWEIN and GOFFART 1975; WHITTOW et al. 1977; DOBLER 1978; MÜLLER 1979; this study). The nycthemeral variation of the

body temperature in *G. crassicaudatus* coincides with the "Alternans"-type of activity found in this species (WELKER 1977).

Whereas in the Lorisidae long time exposure to low ambient temperatures usually leads to a considerable cooling of the body shell (HILDWEIN and GOFFART 1975; MÜLLER 1979), the thick-tailed bushbaby – like its smaller relatives – regulates its body temperature at the normal resting level. The finding, however, that at mildly cold temperatures the thermal conductance of *G. crassicaudatus* decreases, suggests a cooling of at least parts of the body shell. A decreasing conductance at falling ambient temperatures has also been found in the slow loris (MÜLLER 1979) and the Coati (CHEVILLARD-HUGOT et al. 1980). Anatomical structures in the limbs (rete mirabile) which could serve as counter current heat-exchangers as was described for the slow loris (MÜLLER 1979) apparently are missing in the Galagidae (WISLOCKI and STRAUS 1932).

The thick woolly fur of *G. crassicaudatus* provides an excellent protection against heat losses. Exposure to $T_a = 5\,°C$ only leads to a 2fold increase in heat production if compared to the basal level within the thermoneutral zone. In the greater bushbaby this zone of minimal $O_2$-uptake extends from 25–31 °C; as already mentioned above the BMR is about 30 % below the value predicted from body mass. In the smaller species of bushbabies DOBLER (1978) found thermoneutral zones from 28–34 °C (*G. s. senegalensis*), 28–35 °C (*G. s. moholi*) and 30–35 °C (*G. demidovii*). The lower range of the TNZ in *G. crassicaudatus* is probably a consequence of its bigger size and the high insulative value of its fur. In addition the ability of the thick-tailed bushbaby to dissipate excessive heat by evaporation is limited: At $T_a = 33\,°C$ only $^1/_3$ and at $T_a = 38\,°C$ only $^2/_3$ of the endogenous heat production can be dissipated by evaporation. These values essentially agree with the results in other Galagidae (DOBLER 1978) and in the Lorisidae (HILDWEIN and GOFFART 1975; MÜLLER 1979). They are also in accordance with the findings of HILEY (1976) that the sweat glands of *G. crassicaudatus* even after local irridation with infrared light did not show effective sweating. MÜLLER (1979) already pointed to the fact that the prosimians mainly rely on panting as means of heat dissipation, whereas the higher primates as a rule increase evaporative cooling by sweating.

It seems that many prosimians – mainly due to the nocturnal activity – during their evolution were not forced to develop highly effective ways for evaporative cooling. The dense fur of most species rather suggests heat conservation as their main problem. With regard to these questions it would be very desirable to have more information about the basal energetics and the thermoregulatory capacities of malagasy lemurs, especially about the day-active species. One might speculate that in the very complex ecosystem of the tropical rainforest (where most prosimians live) a strong selective pressure forces to a most economical exploitation of the energy resources. The most energy consuming task for homeothermic mammals, however, surely is to strictly maintain the body temperature at a high level. The rather stable climatic conditions in the tropical rainforest, therefore, could have favoured a tendency towards lower body temperatures and a somewhat "careless" thermoregulation; this would allow to reduce the basal heat production, thus saving considerable amounts of energy (MÜLLER and KULZER 1977). The reduced heat production again could be compensated by a good thermal insulation. This would explain the otherwise strange finding that many mammals – though living in the tropical rainforest – have a dense woolly fur. In these circumstances the variable nature of the thermal conductance in *G. crassicaudatus* (and other mammals) is a very effective means to deal with both aspects of thermoregulation, i. e. improving heat conservation at low ambient temperatures and increasing heat dissipation in a warm environment. These considerations might also hold true for mammals with specialised food habits as was discussed by MCNAB (1978).

The mean resting heart rate of the thick-tailed bushbaby within the thermoneutral zone is about 25 % below the mass-specific value (as calculated after WANG and HUDSON 1971); minimal values are even considerably lower. This is surely related to the reduced basal metabolism and agrees with findings in the Springhare (MÜLLER et al. 1979), the Coati

(Chevillard-Hugot et al. 1980) and the fennec (Noll-Banholzer 1979). As was already discussed by these authors and by Jones and Wang (1976), the reduced basal heart rate also provides a wider range for a rise of the heart rate. In *G. crassicaudatus* maximal values (300–350 beats·$min^{-1}$) are at about the 3–4fold of the basal level (80–110 beats·$min^{-1}$).

When the ambient temperature decreases from 25–20 °C the greater bushbabies do not react with an elevation of the heart rate; the increased oxygen demand in the tissues is rather covered by a rise of the oxygen pulse (presumably mainly by a rise of the stroke volume at these temperatures). A further fall of the ambient temperature, however, causes a marked cardioacceleration, whereas the oxygen pulse decreases. The biological meaning of these findings is still unclear. It seems possible that the reserves of the stroke volume are already exhausted at about $T_a$ = 20 °C; the increased oxygen transport at lower ambient temperatures then could only be achieved by raising the heart rate and the arterio-venous $O_2$-difference. The latter mechanism, however, might become effective only at still lower ambient temperatures (10–5 °C), when through increased muscle activity (shivering) and other unknown reasons the pH-value of the blood is lowered, thus facilitating oxygen supply to the tissues by the Bohr-effect. This, however, is only speculative and needs experimental verification.

## Acknowledgements

We are very grateful to Prof. G. M. O. Maloiy, University of Nairobi, who kindly provided the animals and to the Game Department (Kenya) for the permission to catch them. This work was supported by a grant from the DFG (Mu 490/1).

## Zusammenfassung

*Temperaturregulation, Sauerstoffverbrauch, Herzfrequenz und evaporative Wasserabgabe beim Riesengalago (Galago crassicaudatus Geoffroy, 1812)*

Temperaturregulation, Sauerstoffverbrauch, evaporativer Wasserverlust und Herzfrequenz wurden beim Riesengalago (*Galago crassicaudatus*) untersucht. Der Sauerstoffverbrauch war am niedrigsten bei Temperaturen von 25–31 °C. Innerhalb dieser thermischen Neutralzone betrug der Ruhestoffwechsel nur 71% des gewichtsspezifischen Erwartungswertes. Bei 5 °C war der Sauerstoffverbrauch nahezu verdoppelt. Die Körpertemperatur zeigte einen ausgeprägten Tag-Nacht-Rhythmus. Die mittlere Ruhetemperatur betrug 36,6 °C; während der Aktivität stieg die mittlere Körpertemperatur auf 37,7 °C. Die Wärmedurchgangszahl war unterhalb der unteren kritischen Temperatur nicht konstant. Bei Umgebungstemperaturen von 5–10 °C lag sie um 16% unter dem Erwartungswert. Die evaporativen Wasserverluste unterschieden sich bei Temperaturen von 5–28 °C nicht signifikant (Mittelwert 0,779 ml $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$). Höhere Umgebungstemperaturen führten zu einem steilen Anstieg der evaporativen Wasserabgabe (auf das 4,6fache bei 38 °C). Trotzdem konnten bei 38 °C nur $^2/_3$ der eigenen Wärmeproduktion durch Verdunstungskühlung abgegeben werden. Bei hohen Umgebungstemperaturen wurde die evaporative Wasserabgabe vor allem durch eine Erhöhung der Atemfrequenz gesteigert; außerdem trat Speichelfluß auf. Die mittlere Herzfrequenz innerhalb der thermischen Neutralzone betrug 110,9 Schläge pro Minute. Zwischen 25–20 °C wurde eine Steigerung des Sauerstofftransports im Blut vor allem durch eine Erhöhung des Sauerstoffpulses erreicht, während zwischen 20–15 °C die Beschleunigung der Herzfrequenz der wichtigste Faktor war.

Die Ergebnisse werden mit Blick auf die ökologischen Gegebenheiten im tropischen Regenwald und die verschiedenen Bewegungsweisen der beiden Halbaffen-Familien Galagidae und Lorisidae diskutiert.

## References

Bartholomew, G. A.; Tucker, V. A. (1963): Control of changes in body temperature, metabolism and circulation by the agamid lizard, *Amphibolurus barbatus*. Physiol. Zool. **36**, 199–218.

Bearder, S. K.; Doyle, G. A. (1974): Ecology of bushbabies *Galago senegalensis* and *Galago crassicaudatus*, with some notes on their behaviour in the field. In: Prosimian Biology. Ed. by R. D. Martin, G. A. Doyle and A. C. Walker. London: Duckworth, 109–130.

Charles-Dominique, P. (1971): Eco-éthologie des prosimiens du Gabon. Biologica Gabonica **7**, 121–228.

Chevillard-Hugot, M.-C.; Müller, E. F.; Kulzer, E. (1980): Oxygen consumption, body temperature and heart rate in the Coati (*Nasua nasua*). Comp. Biochem. Physiol. **65**A, 305–309.

Dobler, H.-J. (1976): Development of thermoregulation in the newborn lesser bushbaby (*Galago senegalensis moholi* Smith, 1839). Experientia **32**, 194.
— (1978): Untersuchungen über die Temperatur- und Stoffwechselregulation von Galagos (Lorisiformes: Galagidae). Thesis, Tübingen.
Herreid, C. F.; Kessel, B. (1967): The thermal conductance in birds and mammals. Comp. Biochem. Physiol. **21**, 405–414.
Hildwein, G. (1972): Métabolisme énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale. Arch. Sci. physiol. **26**, 387–400.
Hildwein, G.; Goffart, M. (1975): Standard metabolism and thermoregulation in a prosimian *Perodicticus potto*. Comp. Biochem. Physiol. **50 A**, 201–213.
Hiley, P. G. (1976): The thermoregulatory responses of the galago (*Galago crassicaudatus*), the baboon (*Papio cynocephalus*) and the chimpanzee (*Pan satyrus*) to heat stress. J. Physiol., Lond., **254**, 657–671.
Kleiber, M. (1961): The fire of life. New York: Wiley.
McNab, B. K. (1978 a): The comparative energetics of neotropical marsupials. J. Comp. Physiol. **125**, 115–128.
— (1978 b): Energetics of arboreal folivores: physiological problems and ecological consequences of feeding on an ubiquitous food supply. In: Ecology of arboreal folivores. Ed. by G. G. Montgomery. Washington D. C.: Smithsonian Inst., 153–162.
Müller, E. (1975): Temperature regulation in the slow loris. Naturwissenschaften **62**, 140–141.
Müller, E. F. (1979): Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (*Nycticebus coucang* Boddaert, 1785). Comp. Biochem. Physiol. **64 A**, 109–119.
Müller, E. F.; Kamau, J. M. Z.; Maloiy, G. M. O. (1979): $O_2$-uptake, thermoregulation and heart rate in the Springhare (*Pedetes capensis*). J. Comp. Physiol. **133**, 187–191.
Müller, E.; Kulzer, E. (1977): Body temperature and oxygen uptake in the kinkajou (*Potos flavus* Schreber), a nocturnal tropical carnivore. Archs int. Physiol. Biochim. **86**, 153–163.
Noll-Banholzer, U. (1979): Body temperature, oxygen consumption, evaporative water loss and heart rate in the fennec. Comp. Biochem. Physiol. **62 A**, 585–592.
Wang, L. C.-H.; Hudson, J. W. (1971): Temperature regulation in normothermic and hibernating Eastern chipmunk, *Tamias striatus*. Comp. Biochem. Physiol. **38 A**, 59–90.
Welker, C. (1977): Zur Aktivitätsrhythmik von *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Prosimiae, Lorisiformes; Galagidae) in Gefangenschaft. Z. Säugetierkunde **42**, 65–78.
Whittow, G. C.; Scammell, J.; Manuel, K.; Rand, D.; Leong, M. (1977): Temperature regulation in a hypometabolic primate, the slow loris (*Nycticebus coucang*). Archs int. Physiol. Biochim. **85**, 139–151.
Wislocki, G. B.; Straus, W. L. jr. (1932): On the blood vascular bundles in the limbs of certain edentates and lemurs. Bull. Mus. Comp. Zool. **74**, 1–16.

*Authors' address:* Dr. E. Müller and H. Jaksche, Institut Biologie III der Universität Tübingen, Abteilung Physiologische Ökologie, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen

# Beiträge zur Biologie des Streifenhörnchens (Eutamias sibiricus Laxmann, 1769) auf einem Friedhof in Freiburg (Süddeutschland)

Von Ch. Geinitz

*Institut für Biologie I (Zoologie) der Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg/Br.*

*Eingang des Ms. 1. 10. 1979*

## Abstract

*Contribution to the biology of Sibirian chipmunk (Eutamias sibiricus Laxmann, 1769) in a cemetery in Freiburg (Southern-Germany)*

Examined was a population of *Eutamias sibiricus* in a cemetery in Freiburg between 1975 and 1976. The free ranging animals were first observed in 1969. In 1976 the population consisted of 120 to 150 individuals. 16 home ranges were determined, with areas of between 700 and 3975 qm. Females had larger home ranges than males. After hibernation the activity of the animals increased from end of February until June. It was interrupted in July, but increased again, reaching its annual maximum in September. Then it decreased to zero by mid-november when the animals went into hibernation. During spring 3 not very clearly defined peaks were observed in the daily activity pattern. During summer there was a maximum in the morning, in autumn in the afternoon. The breeding-season lasts from March to July. Lime and maple-tree seeds provided the bulk of the food. No parasites were found on the animals examined. Life conditions of the chipmunks and possibly harmfull effects on the local flora and fauna are discussed.

## Einleitung

Vor etwa 11 Jahren (1969) wurden die ersten Streifenhörnchen der Art *Eutamias sibiricus*[1] auf dem Hauptfriedhof in Freiburg, Br. nach Aussage der Friedhofsgärtner und von Besuchern gesehen. Seither hat sich hier eine größere Population entwickelt, die ich von September 1975 bis August 1976 untersuchte. Einige der ursprünglich aus Japan oder Korea stammenden und in Deutschland wohl gezüchteten Tiere müssen hier entlaufen oder ausgesetzt worden sein. Es liegt also eine Zufallseinbürgerung vor (nach Niethammer 1963). Die Freiburger Population ist eine der ganz wenigen, die es in Mitteleuropa gibt und wahrscheinlich die einzige in Deutschland (s. a. Niethammer und Krapp 1978).

## Methode

### Beschreibung des Friedhofgeländes

Der Friedhof ist ca. 27 ha groß, ungefähr rechteckig und von einer durchschnittlich mannshohen Mauer umgeben. Er ist durch Wege in ca. 70 verschieden große Felder unterteilt. Grob kann man ihn als Parklandschaft bezeichnen mit verschieden hohem und altem Baumbestand, Hecken und Grabanpflanzungen. Außerdem gibt es Wiesen und einen Weiher. Die Vegetation ist sehr abwechslungsreich (s. Geinitz 1976).

[1] Bestimmt wurden einzelne Tiere nach dem Schädel und dem Fell aufgrund der Beschreibung von Ognev (1966). Außerdem bestimmte Prof. J. Niethammer 2 Tiere. Von Herrn Dr. W. Vogel (Institut für Humangenetik, Freiburg) wurden 2 Karyogamme hergestellt und mit denen bei Hsu und Benirschke (1971) verglichen.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4505-0279 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 279–287
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## Messungen und Beobachtungen

Regelmäßige Rundgänge von $2^1/_2$ h Dauer dienten als Leitlinien-Erhebungen. Daneben wurden die Tiere in unregelmäßigen Abständen intensiver über 1 bis 8 h an bestimmten Plätzen beobachtet. Zur Feststellung der Aktionsräume wurden einige Individuen mit Farbmarkierungen versehen, die ein individuelles Erkennen auch aus größerer Entfernung ermöglichten. Insgesamt färbte ich 50 Tiere und hielt ihre Wiederfänge bzw. Wiederbeobachtungsorte auf Karten fest. Von zahlreichen getesteten Farben haben sich nur Grün von Edding 3000-Filzstiften, Carbocrylrot, Remacrylgrün (Firma Hoechst) und Pikrinsäure einigermaßen bewährt. Die Markierungen hielten jedoch nur ca. 3 Wochen. Ich fing die Tiere in Ratten-Lebendfallen und ließ sie in ein Netz laufen, in dem ich sie dann markieren konnte. Ferner wog ich 1976 30 Tiere mit einer einfachen Spiralwaage und stellte ihr Geschlecht fest.

Für die Bestimmung der Aktionsräume wählte ich zwei unterschiedlich strukturierte Gebiete auf dem Friedhof aus. Zur Flächenberechnung habe ich auf einer Karte des Geländes alle Fang- bzw. Wiederbeobachtungspunkte der markierten Tiere eingetragen und die Fläche so umgrenzt, daß ich jeweils die äußersten Punkte miteinander verband (vergl. Stickel 1954).

Zur Bestimmung der Populationsstärke (Individuenzahl) benutzte ich zwei verschiedene Methoden. Zunächst führte ich im Mai 1976 eine Gesamtzählung durch. Dabei halfen mir 14 Studenten, die für zwei Stunden ein ihnen zugeteiltes Areal absuchten und dabei Ort und Zeit jeder Beobachtung in eine Karte eintrugen, so daß mögliche Doppelbeobachtungen in der Regel erkannt werden konnten. Zum anderen fing ich in einem Areal von ca. 5400 $m^2$ 7 Tiere, markierte sie und ließ sie wieder frei. Aus der Anzahl der bei intensiver Beobachtung festgestellten markierten und unmarkierten Tiere kann man mit Hilfe des Lincoln-Index die Gesamtanzahl der Tiere in diesem Areal feststellen. Um auf die Gesamtfläche des Friedhofs extrapolieren zu können, ermittelte ich dann, wieviel Prozent der errechneten Anzahl ich bei einem „normalen" Beobachtungsgang im Kontrollareal zu sehen bekam. (Es wurde ein Mittelwert von 36 Beobachtungsgängen verwendet.) Dadurch erhielt ich einen Faktor, der erlaubte, die Gesamtindividuenzahl auf der Grundlage von Zählungen bei regelmäßigen Rundgängen zu ermitteln.

Aus der Anzahl der Beobachtungen zu verschiedenen Jahres- bzw. Tageszeiten ergibt sich die Aktivitätsperiodik der Tiere. Im Herbst ging ich eine bestimmte Strecke täglich jeweils um eine halbe Stunde verschoben ab. Im Winter (Dezember bis Februar) überzeugte ich mich durch einige Kontrollgänge davon, daß keinerlei Aktivität bestand. Ab März 1976 führte ich täglich 2 bis 3 Rundgänge durch und änderte die Zeiten systematisch von Tag zu Tag derart, daß nach drei Tagen alle Tageszeiten durch Beobachtungen abgedeckt waren (1. 6–8, 12–14, 18–20 h; 2. 8–10, 14–16h; 3. 10–12, 16–18 h). Alle drei Tage kehrte ich die Richtung des Beobachtungsganges um. Das Aktivitätsmittel für eine Tagesstunde in einer bestimmten Jahreszeit ist jeweils aus 12 Beobachtungsstunden errechnet.

An 4 Bauen registrierte ich das Verlassen und das Aufsuchen derselben mit Hilfe einer neben dem Baueingang befindlichen Schaltuhr, die den jeweiligen Kontakt bei Passage des Einganges registrierte.

# Ergebnisse

## Gesamtzahl der Population

Die Streifenhörnchen waren bei etwas wechselnder Dichte über den ganzen Friedhof verteilt. Bei den Bestimmungen der Populationsstärke nach den zwei verschiedenen Methoden kam ich zu ähnlichen Ergebnissen. Die im Mai durchgeführte Zählung ergab eine Anzahl von 120 Streifenhörnchen. Die Berechnung nach dem Lincoln Index im Juni ergab im Kontrollbereich eine Anzahl von 10 Tieren, von denen auf den Rundgängen durchschnittlich nur 0,8 Exemplare gesehen wurden. Da mir auf dem übrigen Friedhof auf Kontrollgängen durchschnittlich 10,9 Streifenhörnchen begegneten, läßt sich für den gesamten Friedhof eine Anzahl von 146 Tieren errechnen (Geinitz 1976). Grundsätzlich muß man bei solchen Berechnungen auch die Abwanderungsrate – besonders der Jungtiere – berücksichtigen (Tryon und Snyder 1973), da diese mit zunehmender Populationsdichte ebenfalls zunimmt. Zwar wurden auch in dem benachbarten Klinikviertel Streifenhörnchen gesehen, die wahrscheinlich vom Friedhof zugewandert waren, aber die Anzahl war dort nach meinen Feststellungen so gering, daß man 1976 von keiner nennenswerten Abwanderungsrate ausgehen konnte.

## Aktionsräume

Ich bestimmte die Aktionsräume bei den Tieren, die ich 7 bis 21 mal (durchschnittlich 12 mal) in den zwei Wochen nach der Markierung wiedergefangen oder beobachtet hatte. Im

## Berichtigung zu

*Zeitschrift für Säugetierkunde Band 45 (1980) Heft 5*

Verlag Paul Parey

In der Arbeit „Beiträge zur Biologie des Streifenhörnchens (*Eutamias sibiricus* Laxmann, 1769)" von Ch. Geinitz sind durch satztechnisches Versagen in der Tabelle 1, S. 281, Fehler entstanden. Wir bitten Sie, die nachstehend abgedruckte korrigierte Tabelle 1 in den Beitrag einzukleben.

| Nr. | Geschlecht | Fangdatum | Zahl der Wiederbeobachtungen innerhalb von max. 14 d | Größe des Aktionsraums in $m^2$ |
|---|---|---|---|---|
| | | Oktober | | |
| 1 | – | 2. 10. 75 | 11 | 1700 |
| 2 | – | 7. 10. 75 | 8 | 1975 |
| | | März/Mai/Juni | | |
| 3 | ♀ | 18. 03. 76 | 10 | 2200 |
| 4 | ♂ | 18. 03. 76 | 10 | 3000 |
| 5 | ♂ | 19. 03. 76 | 10 | 2850 |
| 6 | ♂ | 29. 03. 76 | 10 | 2125 |
| 7 | ♂ | 30.03.76 | 7 | 700 |
| 8 | ♂ | 11.05.76 | 7 | 1200 |
| 9 | ♂ | 11. 05. 76 | 8 | 1025 |
| 10 | ♀ | 22. 06. 76 | 8 | 2400 |
| 11 | ♂ | 22. 06. 76 | 21 | 1325 |
| 12 | ♂ | 22. 06. 76 | 17 | 1325 |
| 13 | ♀ | 22. 06. 76 | 14 | 3975 |
| 14 | ♂ | 22. 06. 76 | 19 | 2250 |
| 15 | ♂ | 22. 06. 76 | 14 | 975 |
| 16 | Albino | gesehen im März/April/Mai | 7 | 1900 |

hing; das andere trug vertrocknete Blätter in ein verlassenes Vogelnest, das sich etwa 12 m über dem Boden befand. Beide Nester wurden aber bald wieder aufgegeben. Von Baumnestern bei *Eutamias townsendii* und *E. quadrimaculatus* berichtet auch Brand (1974).

### Aktivität

*Jahres-Aktivitätsverlauf*

Die Aktivität der Streifenhörnchen stieg von etwa Mitte Februar bis Juni stark an, ging im Juli etwas zurück und erreichte im September ein Maximum. Im November sank sie auf Null (Abb. 1). Dieser Verlauf erklärt sich zwanglos mit dem allmählichen Erwachen aus dem Winterschlaf, der Hauptfortpflanzungszeit im April und Mai, dem Hinzukommen der Jungtiere im Juni, dem Vorratsammeln im Herbst und schließlich dem allmählichen Beginn des Winterschlafs. Unklar ist die Ursache der Aktivitätsabnahme im Juli, die vielleicht durch

besonders hohe Temperaturen bedingt war, (Mittel im Juni 26,1 °C, im Juli 28 °C, im August 22,4 °C).

Die intensive Sammelaktivität im Herbst ließ sich durch die Anzahl von Tieren mit deutlich gefüllten Backentaschen belegen. Diese betrug im Frühjahr 4,1 %, im Sommer 4,8 % und im Herbst 11% aller beobachteten Hörnchen (Tab. 2).

Der Winterschlaf dauerte von Anfang November 1975 bis ca. Mitte Februar 1976. Der Aktivitätsabfall im November geht aus folgenden Daten hervor: am 17. 10. beobachtete ich 8,6 Tiere/h, zwischen dem 22. und 24. 10. 4,8 und am 3. 11. nur noch 2 Tiere/h. Das erste Streifenhörnchen nach dem Winterschlaf sah ich am 25. 2. 1976 bei einer Temperatur von etwa 17 °C in der Sonne.

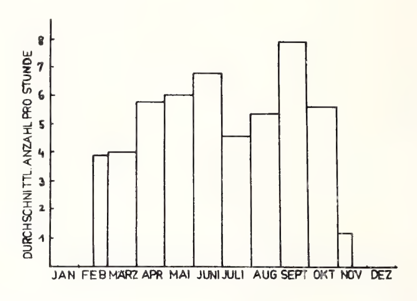



*Abb. 1.* Verteilung der monatlichen Gesamtaktivität von *E. sibiricus* auf dem Friedhof

*Tabelle 2*

**Häufigkeit der Streifenhörnchen mit eindeutig gefüllten Backentaschen in den verschiedenen Jahreszeiten**

In Klammern die Zahl aller gezählten Tiere, die nahe genug waren, um ihre Backentaschen erkennen zu können

| | Frühling | Sommer | Herbst |
|---|---|---|---|
| Tiere mit gefüllten Backentaschen | 22 (532) | 28 (587) | 23 (205) |
| Prozentwerte | 4,1 | 4,8 | 11,0 |

## *Tages-Aktivitätsverlauf*

Im Frühjahr verließen die Tiere an kalten Tagen ihren Bau erst 2 bis 3 h nach Sonnenaufgang, an wärmeren dagegen bereits 1 bis 2 h danach. Einmal beobachtete ich ein Tier schon vor Sonnenaufgang bei der Nahrungssuche, was nach Ognev (1966) bei Streifenhörnchen in Sibirien die Regel ist. Abends verschwanden die Tiere $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ h vor Sonnenuntergang. Vermutlich spielte hierbei der Temperaturabfall eine Rolle. Messungen im Frühjahr zeigten, daß die Hörnchen mindestens einmal am Tag mehrere Stunden ununterbrochen außerhalb ihres Baues blieben, manchmal sogar durchgehend von morgens bis abends. Dieses Verhalten ist wetterabhängig und individuell verschieden. Wie die Diagramme in Abb. 2 und 3 zeigen, weist der tägliche Aktivitätsverlauf jahreszeitliche Unterschiede auf. (Tage mit starkem Regen sind nicht berücksichtigt, da die Streifenhörnchen an solchen Tagen inaktiv waren.) Im März waren die Tiere zwischen 10 und 15 Uhr besonders aktiv. Da ihre Aktivität temperaturabhängig ist, kam der Kurvenverlauf im März wohl durch niedrige Temperaturen morgens und relativ hohe mittags zustande. Es deuten sich ganz leichte Spitzen am Morgen und

am Nachmittag an. Im April bildet sich deutlich ein morgendliches und ein mittägliches Aktivitätsmaximum aus; im Mai ist eindeutig nur ein morgendliches zu sehen, während mittags und nachmittags stündliche Aktivitätsschwankungen auftreten. Faßt man die Monate März bis Mai zusammen, so lassen sich 3 schwach ausgebildete Spitzen erkennen: zwischen 8 und 9, 13 und 14 sowie 17 und 18 Uhr. Die Diagramme für die Tages-Aktivität im Juni/Juli/August und September/Oktober zeigen große Aktivitätsschwankungen. Im Sommer ist die Hauptaktivität eher in den Morgenstunden (Maximum zwischen 7 und 8 Uhr), wohingegen im Herbst Spitzenwerte zwischen 14 und 16 Uhr auftreten. Im Sommer sind die Tiere morgens früher aktiv als im Herbst und zeigen – im Gegensatz zum Herbst – noch einmal zwischen 17 und 18 Uhr eine erhöhte Aktivität, was durch die längere Tageszeit und die höhere

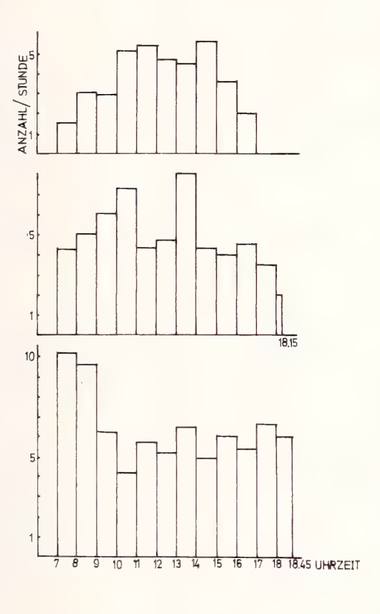



*Abb. 2.* Aktivitätsperiodik von *E. sibiricus* auf dem Friedhof im März, April und Mai 1976 (von oben nach unten), ermittelt durch Zählungen auf Rundgängen. Die Anzahl der pro Stunde gesichteten Tiere ist jeweils ein Mittelwert aus 4 Rundgängen

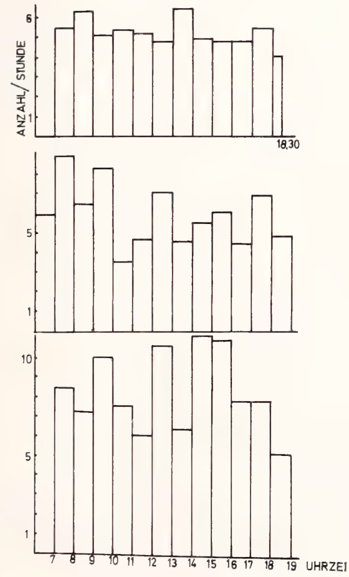



*Abb. 3.* Aktivitätsperiodik von *E. sibiricus* auf dem Friedhof in den 3 Jahreszeiten (von oben nach unten) Frühling (März, April, Mai), Sommer (Juni, Juli, August) und Herbst (September, Oktober), ermittelt durch Zählungen auf Rundgängen. Die Anzahl der pro Stunde gesichteten Tiere ist jeweils ein Mittelwert aus 12 Rundgängen

Temperatur bedingt ist. Ansonsten gibt es Ähnlichkeiten zu beiden Jahreszeiten: z. B. große Aktivitäten zwischen 9 und 10 sowie zwischen 12 und 13 Uhr. Daß die Aktivität am Nachmittag etwas größer sein kann als am Vormittag, berichtet auch DUNFORD (1972) von *Tamias striatus*.

### *Lautäußerungen*

Im Herbst vernahm ich auf dem Friedhof durchschnittlich 2,4 Lautäußerungen/h, im Sommer im Schnitt nur 1,6 und im Frühjahr sogar nur 0,5 (vergl. BRAND 1976). Die meisten Lautäußerungen vernahm ich im Frühling und Sommer morgens und abends. Im Herbst dagegen waren sie gleichmäßiger über den ganzen Tag verteilt.

## Fortpflanzung

Etwa Mitte Februar 1976 beendeten die Streifenhörnchen ihren Winterschlaf. Am 1. März beobachtete ich zum erstenmal eine Begattung; Ende Mai sah ich zwei Paare beim Liebesspiel, am 15. Juli eine weitere Begattung. Am 22. Juni waren von den 5 eingefangenen Weibchen 3 im Oestrus, soweit man das an den vergrößerten äußeren Genitalien erkennen kann (SMITH und SMITH 1975). Ein Weibchen hatte sichtbare Zitzen, d. h. es säugte Junge. Auch die 4 ♂♂, die ich an diesem Tag fing, waren nach den hervortretenden Hoden zu urteilen geschlechtsaktiv.

Die ersten Jungtiere beobachtete ich im Juni; Anfang August sah ich noch ein juveniles Tier, das nach Größe und Verhalten mit einiger Sicherheit erst vor kurzem aus einem Bau gekommen war. Anfang September 1975 sah ich mehrere Muttertiere, denen 1 bis 3 Junge folgten. Nach diesen Daten ist nicht auszuschließen, daß manche Weibchen zweimal im Jahr werfen.

### *Wurfgröße*

Nach Angaben verschiedener Autoren wirft *E. sibiricus* 3 bis 7 Junge (TELEGIN 1961; STILMARK 1963; SHUBIN 1964; OGNEV 1966; SADDINGTON 1966; FREYE 1968; VINOGRADOV und ARGIROPULO 1968). Bei zwei Aufzuchten in Freiburg durch Liebhaber gab es 3 und 5 Junge pro Wurf. Unter meinen eigenen zahmen Käfigtieren hatte ich einen Wurf mit 3 Tieren.

Auf dem Friedhof beobachtete ich drei Muttertiere mit Jungen: 2 führten je 1 Junges, eines führte 3. Diese geringe Zahl der Beobachtungen beruht darauf, daß die Jungen erst aus ihrem Bau hervorkommen, wenn sie schon nahezu selbständig (abgestillt) sind, sich also nicht mehr unbedingt in der Nähe der Mutter aufhalten. Möglicherweise sind die Wurfgrößen in Freiburg kleiner als in Sibirien (RENSCH 1963; GEINITZ 1976).

### *Geschlechterverhältnis*

Wie im Abschnitt über Aktionsräume mitgeteilt wurde, fing ich 1976 doppelt soviel Männchen wie Weibchen. Nach SHUBIN (1964) beträgt der Anteil der ♂♂ bei *E. sibiricus* in verschiedenen Jahren und Gebieten zwischen 45,2% und 70,9%. Sicherlich geben diese unterschiedlichen Ergebnisse nicht stets das tatsächliche Geschlechterverhältnis wider, sondern sind teilweise Ausdruck der unterschiedlichen Aktivität von ♂♂ und ♀♀ zu verschiedenen Jahreszeiten. In Freiburg waren z. B. unter den 11 am 31. 3. und 21. 4. 1976 gefangenen Tieren keine ♀♀, unter den 9 am 22. 6. 1976 gefangenen Tieren hingegen 5.

## Nahrung

Die Streifenhörnchen leben auf dem Friedhof unter guten Bedingungen, wie u. a. der gute Ernährungszustand zeigt; das Durchschnittsgewicht adulter Tiere betrug 95,8 g (67 bis 120 g, n = 30). Ähnliche Gewichte geben andere Autoren auch für in Sibirien lebende Tiere an (ZIMMERMANN 1964; STUBBE und CHOTOLCHU 1968; RATHS 1975).

*Tabelle 3*

**Nahrung der Streifenhörnchen auf dem Friedhof zu verschiedenen Jahreszeiten**

Im oberen Teil ist die Nahrung aufgeführt, die besonders häufig gefressen bzw. weggetragen wurde. Von oben nach unten nimmt die Freßhäufigkeit ab

| Frühjahr | Sommer | Herbst |
|---|---|---|
| Lindensamen (vorjährig) | Ahornsamen | Lindensamen |
| Blütenkronen von verblühten Stiefmütterchen | Kirschkerne | Ahornsamen |
| Lindenblüten | Larven von Blattläusen (auf Pappelblättern) | |
| | Honigtau von Blattläusen (?) | |
| Ulmensamen | Begonienblüten | Schneebeere |
| Versch. Knospen | Blütenkronen von verblühten Stiefmütterchen | Kirschkerne |
| Weizenkeimlinge | Mirabellen | Hagebutten |
| Kirschkerne | Walderdbeeren | |
| Eicheln (vorjährig) | Kirschlorbeerfrüchte | |
| Moos | Gemeine Traubenkirsche | |
| Larven von Blattläusen (auf Pappelblättern) | Kreuzdornsamen | |
| Honigtau von Blattläusen (?) | Kriechender Hahnenfuß (Samen) | |
| Schlehenkerne | | |

Das Nahrungsangebot für Streifenhörnchen ist auf dem Friedhof sehr vielseitig. Die in Tab. 3 vorgelegte Zusammenstellung beruht auf direkten Beobachtungen. Die gegenüber den anderen Jahreszeiten relativ eintönige Nahrung im Herbst hängt mit der offensichtlichen Vorliebe der Tiere für Ahorn- und Lindensamen zusammen, die sie auch eintrugen. Im Frühjahr wurden in großer Menge die Lindensamen gefressen, die im Herbst vergraben worden waren. Regelmäßig werden die Hörnchen auch von Friedhofsbesuchern mit Sonnenblumenkernen, Erdnüssen und Walnüssen gefüttert. Diese Nahrung wird gleichfalls oft eingetragen. Bei meinen Freilandbeobachtungen habe ich Streifenhörnchen außer Blattlauslarven keine tierische Nahrung fressen sehen. Jedoch darf man annehmen, daß die hiesigen Tiere ab und zu auch Insekten, etwa Ameisen oder Käfer, fressen. Denn einerseits berichten verschiedene Autoren davon (Aldous 1941; Yerger 1955; Stilmark 1963; Ognev 1966; Forbes 1966); andererseits haben Tiere, die ich in Gefangenschaft hielt, Mehlwürmer und andere Insekten häufig den Sämereien vorgezogen. Selbst als ich ihnen versuchsweise eine kleine Zauneidechse, junge nackte Mäuse oder wenige Tage alte Spatzenjunge in den Käfig legte, wurden diese teilweise aufgefressen, was im Freiland allerdings nicht vorkam. Zweimal habe ich im Untersuchungsgebiet ein Vogelnest mit nackten Spatzenjungen in einen von Streifenhörnchen oft besuchten Baum gehängt. Die Hörnchen, die dieses Nest entdeckten, schnupperten nur daran, kümmerten sich aber ansonsten nicht weiter um die jungen Vögel. Auch am Boden ausgesetzte junge nackte Mäuse ließen sie unbeschadet.

## Diskussion

Streifenhörnchen sind tagaktiv mit Neigung zur Polyphasie in den Lichtstunden. Ähnliches beschreibt auch Eibl-Eibesfeldt (1958) für Hausmaus und Hamster. Untersuchungen der gekäfigten Tiere (Geinitz 1976) zeigten, daß Streifenhörnchen eine ausgeprägte endogene circadiane Rhythmik besitzen, wenn im Freiland natürlich auch externe Faktoren eine wesentliche Rolle für die Aktivität spielen (Aschoff 1965; Bünning 1973). Die Tragzeit beträgt bei *Eutamias sibiricus* etwa 30 d, die Säugezeit 30 bis 32 d (Shubin 1964). *Tamias striatus*-Junge verlassen den Bau nach 42 bis 49 d (Smith und Smith 1975; Yahner 1978). Die

genannten Zeiten dürften auch für die Tiere der Freiburger Population zutreffen. Da ich die meisten Jungtiere im Juni antraf, sollte die größte Anzahl der Begattungen etwa im April erfolgen. STILMARK (1963) fing in Sibirien trächtige Weibchen von April bis Juni, die meisten im Mai. SHUBIN (1964) fing in Sibirien fast nur im Mai trächtige ♀♀, stellte jedoch fest, daß einige ♀♀ im Sommer ein zweites Mal Junge werfen. Nach meinen Beobachtungen in Freiburg beginnt die Fortpflanzungszeit entsprechend der geographischen Lage gegenüber Sibirien etwa einen Monat früher. Ob in Freiburg wie in Sibirien nach SHUBIN Zweitwürfe vorkommen, oder ob die im Mitt- und Spätsommer auftretenden Jungtiere auch noch Erstwürfe sind, läßt sich mit Sicherheit nicht sagen.

Im Vergleich zu Japan (Hokkaido), das wahrscheinlich das Ursprungsland der hiesigen Streifenhörnchen ist, hat Freiburg ein wesentlich wärmeres Klima, aber ähnliche jährliche Niederschlagsmengen. Für die aus bedeutend kälteren Regionen stammenden Streifenhörnchen könnten zwar sehr hohe Sommertemperaturen u. U. ungünstig sein, jedoch können die Tiere sich an sehr heißen Tagen in ihren Bau zurückziehen, was sie offensichtlich auch tun. Die klimatischen Bedingungen sind für Streifenhörnchen deshalb durchaus günstig.

Das Nahrungsangebot ist für die Streifenhörnchen auf dem Friedhof wie gezeigt reichhaltig und vielseitig; eine interspezifische Konkurrenz dürfte kaum ins Gewicht fallen.

Von den bei OGNEV (1966) und FREYE (1968) genannten Feinden der Streifenhörnchen kommen auf dem Friedhof nur Mauswiesel, Stein- und Baummarder (?) vor; Steinkäutze, die im Untersuchungsgebiet vorkommen, und ab und zu herumstreunende Katzen können allerdings auch eine Gefahr sein.

Wesentlich für die Bestandesentwicklung auf dem Friedhof ist auch ein „Inseleffekt". Für die Hörnchen besteht kaum Veranlassung, den Friedhof, der inmitten der Stadt liegt, zu verlassen.

Schließlich kommt hinzu, daß die Tiere in ihrer neuen Umgebung wegen der anfänglich geringen Individuenzahl (Gründerindividuen) wahrscheinlich ihre Endoparasiten verloren haben[2] und dadurch von bestimmten Krankheiten oder auch nur von einer zusätzlichen Belastung ihres Energie-Budgets verschont bleiben.

All diese günstigen Faktoren lassen verstehen, daß sich hier eine Streifenhörnchen-Population gut entwickelt hat und über Jahre hält (war 1979 noch zahlreich).

Abschließend kann man sagen, daß die hiesigen Streifenhörnchen weder an Flora noch Fauna beträchtlichen Schaden verursachen. Sie fressen größtenteils Samen von Pflanzen, die für den Menschen bedeutungslos sind. Wie sich zeigte, vergreifen sie sich im Freiland kaum an Jungvögeln und wohl auch nicht an Eichhörnchen-Jungen (Mäuseversuch!).

**Danksagung**

Für die Unterstützung bei meiner Arbeit danke ich vielmals Herrn Prof. Dr. H. GOSSOW, Wien, und Herrn Prof. Dr. G. OSCHE, Freiburg; letzterem auch für die Durchsicht des Manuskripts. Außerdem möchte ich Herrn Prof. Dr. NIETHAMMER, Bonn, sehr für alle Hilfe danken. Besonderen Dank gebührt auch der Friedhofsverwaltung, die mir ein nahezu uneingeschränktes Arbeiten auf dem Friedhof gestattete. Hernn Dr. R. BUCHNER, Freiburg, danke ich für die parasitologischen Untersuchungen. Ebenso danke ich Herrn Dr. W. SUDHAUS, Freiburg, für die Durchsicht des Manuskripts. Allen namentlich nicht Aufgeführten, die mir geholfen haben, sei ebenfalls gedankt.

**Zusammenfassung**

Von September 1975 bis August 1976 wurde eine *Eutamias sibiricus* Population auf dem Hauptfriedhof in Freiburg untersucht. Die seit etwa 1969 bestehende Population umfaßte 1976 120 bis 150 Individuen.

Bei 16 Individuen schwankten die Aktionsräume zwischen 700 und 3975 qm. Weibchen hatten größere Aktionsräume als Männchen. Von Februar bis Juni steigerte sich die Aktivität der Tiere, fiel im Juni ab, stieg danach wieder und erreichte im September ein Maximum. Bis Mitte November sank sie auf Null. Von November bis Mitte Februar hielten die Tiere Winterschlaf.

[2] Zwei eingegangene Tiere wurden im Tierhygienischen Institut Freiburg auf Endoparasiten untersucht; der Befund war negativ.

Die Tagesaktivität zeigte im Frühling morgens, mittags und abends sehr schwach ausgebildete Pikes; im Sommer und im Herbst kamen sehr große zeitlich weitgehend übereinstimmende Schwankungen (Polyphasie) zustande, wobei im Sommer morgens und im Herbst nachmittags ein Maximum vorhanden war.

Die Fortpflanzungszeit erstreckte sich von März bis Juli.

Der größte Teil der Nahrung bestand aus Ahorn- und Lindensamen. An den untersuchten Tieren wurden keine Parasiten gefunden. Die Lebensbedingungen der Population auf dem Friedhof sind gut. Durch Streifenhörnchen verursachter Schaden an Flora und Fauna wurde bis 1976 nicht festgestellt.

## Literatur


Aschoff, J. (ed), (1965): Circadian clocks. Amsterdam: North Holland Publishing comp.

Aldous, S. E. (1941): Food habits of chipmunks. J. Mammalogy **22**, 18–24.

Brand, L. R. (1974): Tree nests of California Chipmunks *(Eutamias)*. Am. Midl. Nat. **91**, 489–491.

Brand, L. R. (1976): The vocal repertoire of chipmunks (Genus *Eutamias*) in California. Animal Behaviour **24**, 319–335.

Bünning, E. (1973): The physiological clock. The English Universities Press Ltd.; London: New York, Heidelberg, Berlin: Springer.

Dunford, C. (1972): Summer activity of eastern chipmunks. J. Mammalogy **53**, 176–180.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1958): Das Verhalten der Nagetiere. In: Handb. Zoologie. Hrsg. von J. G. Helmcke. Berlin: Walter de Gruyter. Bd. **8**, 12. Lieferung, Teil 10, 1–88.

Forbes, R. B. (1966): Studies of the biology of Minnesotan chipmunks. Am. Midl. Nat. **76**, 290–308.

Freye, H.-A. (1968): Die Hörnchenverwandtschaft. Andere Murmeltiere, übrige Erd- und Baumhörnchen. In: Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreichs. Hrsg. von I. Eibl-Eibesfeldt, M. Eisentraut, u. a. Zürich: Kindler. Bd. Säugetiere 2, Kap. 10.

Geinitz, C. (1976): Verhalten, Ökologie und Aktivitätsperiodik des Streifenhörnchens *Eutamias sibiricus* Laxmann, 1769. Beobachtungen an einer freilebenden Population eines Friedhofsgeländes in Freiburg und an Tieren in Gefangenschaft. Dipl.-Arbeit, Freiburg.

Gossow, H. (1976): Wildökologie. München: BLV Verlagsges.

Hsu, T. C.; Benirschke, K. (eds.), (1971): An atlas of mammalian chromosomes. Vol. 5, Folio 217. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

Niethammer, G. (1963): Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. Hamburg, Berlin: Paul Parey.

Niethammer, J.; Krapp, F. (Hrsg.), (1978): Säugetiere Europas. Bd. 1 Rodentia. Wiesbaden: Akademische Verlagsges.

Ognev, S. (1966): Mammals of the USSR and adjacent countries. (Mammals of eastern Europe and Northern Asia). Vol. IV, Rodents. Moskau 1940. Engl. Ausgabe IPST Jerusalem, 1966.

Raths, P. (1975): Tiere im Winterschlaf. Leipzig, Jena, Berlin: Urania.

Rensch, B. (1963): Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern. Archiv für Naturgeschichte N. F. 317–363.

Saddington, G. M. (1966): Notes on the breeding of the Sibirian chipmunk *Tamias sibiricus* in captivity. Internat. Zoo Yearb. **6**, 165–166.

Schwerdtfeger, F. (1968): Ökologie der Tiere. Demökologie. Hamburg, Berlin: Paul Parey.

Shubin, N. G. (1964): (The reproduction of chipmunk in the Tom river territory.) Zool. J. (Moskau) **43**, 910–917. (Russ., engl. Zus.)

Smith, D. A.; Smith, L. C. (1975): Oestrus copulation and related aspects of reproduction of female eastern chipmunk *Tamias striatus* (Rodentia: Sciuridae). Canad. J. Zool. **53**, 756–767.

Stickel, L. E. (1954): A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. J. Mammalogy **35**, 1–15.

Stilmark, F. R. (1963): (Ecology of the chipmunk [*Eutamias sibiricus* Laxm.] in Cedar forests of Western Sayan.) Zool. J. (Moskau) **42**, 92–101. (Russ., engl. Zus.).

Stubbe, M.; Chotolchu, N. (1968): Zur Säugetierfauna der Mongolei. Mitt. Zool. Mus. Berlin **44**, 5–121.

Telegin, V. J. (1957): (Daten zur Vermehrung des Streifenhörnchens in West-Sibirien. Thesen eines Berichts der Zoologenkonferenz Sibiriens) Novosibirsk. Zit. in: Stilmark, K. F. (1963).

Vinogradov, B. S.; Argiropulo, A. J. (1968): Fauna of the USSR. Mammals, key to Rodents. Engl. Ausgabe IPST Jerusalem.

Yahner, R. H. (1978): The adaptive nature of the social system and behavior in the Eastern Chipmunk, *Tamias striatus*. Behav. Ecol. Sociobiol. **3**, 497–527.

Yerger, R. W. (1955): Life history notes on the Eastern Chipmunk *Tamias striatus lysteri* (Richardson) in Central New York. Am. Midl. Nat. **53**, 312–323.

Zimmermann, K. (1964): Zur Säugetierfaune Chinas. Mitt. Zool. Mus. Berlin **40**, 87–140.


*Anschrift des Verfassers:* Christian Geinitz, Institut für Biologie I (Zoologie) Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Albertstr. 21a, D-7800 Freiburg

# Morphology of the pectoral girdle in the Amazon dolphin Inia geoffrensis with special reference to the shoulder joint and the movements of the flippers

By M. Klima, H. A. Oelschläger and D. Wünsch

*Institute of Anatomy of the Johann-Wolfgang-Goethe-University Frankfurt am Main*

*Receipt of Ms. 8. 2. 1980*

## Abstract

Studied the shoulder girdle in the Amazon dolphin *Inia geoffrensis* in comparison with that of *Tursiops truncatus* and *Phocoena phocoena*. In contrast to marine dolphins, in *Inia* the sternum takes part in the formation of the shoulder joint, the latter coming near to an enarthrosis. The well developed appropriate muscles have single, rather dispersed insertions into the humerus and render possible manifold movements of the flipper in all directions. By this *Inia geoffrensis* attains a particularly high manoeuvrability advantageous for life in the shallow waters of the Amazon river system.

## Introduction

It was Dr. P. J. H. van Bree who gave us the idea of an investigation of the shoulder joint in the Amazon Dolphin *Inia geoffrensis* (Fig. 1). He drew our attention to a mounted skeleton of *Inia* exhibited in the Zoological Museum, University of Amsterdam, in the shoulder joint of which the humerus is opposed by both scapula and sternum (Fig. 2). Provided that the skeleton was mounted correctly, the formation of the shoulder joint in *Inia* had to be regarded as being unparalleled within the Mammalia on the whole.

In fact, there is known no example of a sternum that takes part in the formation of the shoulder joint in other mammals. In marsupials and placentals such as the insectivores, rodents, bats and primates, the sternum is widely separated from the scapula, both being connected indirectly with each other by means of the clavicle.

In the shoulder girdle of the Cetacea the clavicle is largely reduced. Arvy (1976) writes about the "scapular girdle" in cetaceans: "The flippers are . . . joined to the antero-lateral wall of the thorax. They are non-articulated, except where they articulate with the shoulder blades. There is never any trace of a collar bone: clearly the 'scapular girdle' does not exist." Careful investigations, however, show that the clavicle in whales has not completely disap-



*Fig. 1.* Live Amazon dolphin *Inia geoffrensis* in the Zoological Garden in Dusiburg (Photo: J. Herforth). Notice the large and broad right flipper in a position of abduction and inward rotation

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4505-0288 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 288–309
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

peared. It can be traced at least in the embryos of some toothed whales (Odontoceti), e.g. *Stenella* (KLIMA 1978), and even in adult specimens of *Pseudorca* (BEHRMANN, in litt.). Within the Mammalia, retrogressions of the clavicle obviously have evolved several times in analogy to the Cetacea, since they occur in diverse terrestrial ordines showing a jumping or running mode of locomotion, e.g. the Artiodactyla, Perissodactyla (Fig. 3) and Carnivora. Within these groups, however, the sternum never takes part in the formation of the shoulder joint.

As to the anatomy of *Inia geoffrensis*, most publications have been dealing with the osteology of this species. A detailed description of the complete skeleton of *Inia* was presented by FLOWER (1869). Some remarks about the skeletal elements which participate in the formation of the shoulder joint, i.e. sternum, scapula and humerus, are found in the works of VAN BENEDEN and GERVAIS (1880), FLOWER (1888), ANTHONY (1898), LEISEWITZ (1921), LÖNNBERG (1928), SLIJPER (1936), VAN BREE and TREBBAU (1974), PILLERI and GIHR (1976, 1977) and ARVY and PILLERI (1977).

The most thorough investigation of the skeleton of *Inia* on the whole (apart from FLOWER 1869) was carried out by DE MIRANDA-RIBEIRO (1943). In this work the author had already pointed out the possibility of an articular connection between the sternum and the humerus:

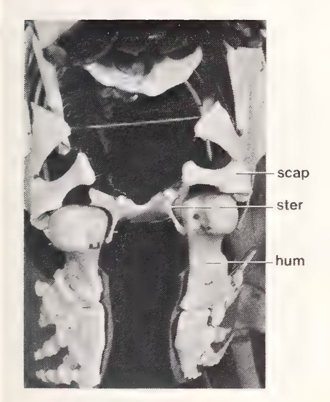



*Fig. 2.* The shoulder girdle in the mounted skeleton of *Inia geoffrensis* from the Department of Mammals, Institute of Taxonomic Zoology (Zoological Museum), University of Amsterdam, seen from in front. Published with kind permission of Dr. P. J. H. VAN BREE (For abbreviations see p. 307)

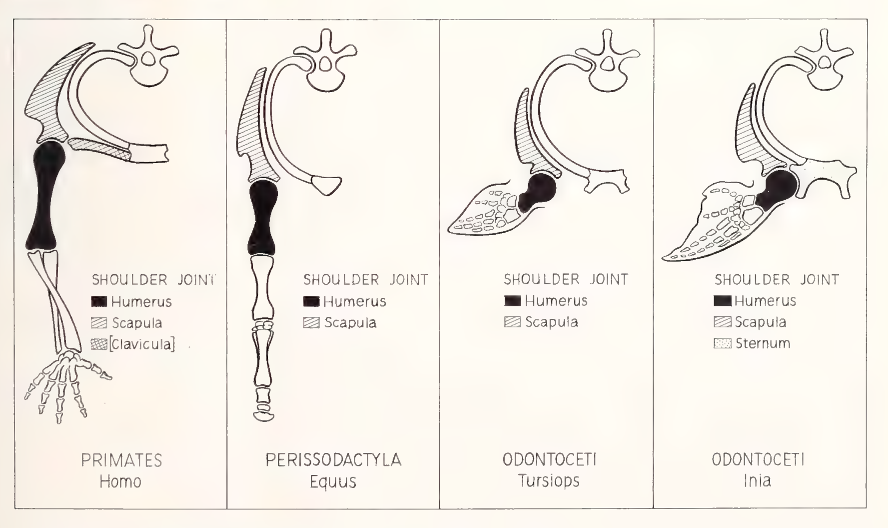



*Fig. 3.* Simplified diagrammatic illustration of the right shoulder joint in some placental mammals, seen from in front

"Os dois processos que Flower supôs destinados à inserçao de músculos, e que se deixam ver na face anterior, formam com o rebordo da lâmina do escudo, que lhe fica por cima, uma cavidade glénoide para a articulação da cabeça do úmero." The actual morphology of the shoulder joint in *Inia*, however, is not yet known.

The present osteo-myological investigation was undertaken in order to determine the mode of articulation and the function of the flipper in the river dolphin *Inia geoffrensis* in comparison with oceanic dolphins, especially with *Tursiops truncatus*, the Bottle-nosed dolphin. The results were considered using films of the swimming behavior of *Inia geoffrensis* and *Tursiops truncatus* in delphinaria.

## Material and methods

The present investigation was carried out on the basis of the following material:

*Inia geoffrensis*

a. Skeleton or skeletal parts of one adult specimen each from:
- Department of mammals, Institute of Taxonomic Zoology (Zoological Museum), University of Amsterdam
- Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main
- Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden
- Ocean Research Institute, University of Tokyo

b. Body and postcranial body, respectively, of two adult females, with the musculature preserved, from the Zoological Garden of Duisburg (kind help of Dr. W. Gewalt). Their body length amounted to 195 cm and 188 cm, respectively (cf. Gewalt 1975).

*Tursiops truncatus*

1 skeleton, adult specimen of 255 cm body length (loan from Mr. S. Eckardt, Frankfurt am Main)
1 juvenile specimen of 107 cm body length, with the musculature preserved (kind help of Dr. P. J. H. van Bree, Amsterdam)

*Phocoena phocoena*

1 juvenile specimen of 71 cm body length with the musculature preserved (kind help of Dr. P. J. H. van Bree, Amsterdam)

*Lagenorhynchus albirostris*

1 skeleton, adult specimen of 162 cm length from Dr. Senckenbergische Anatomie, Frankfurt am Main

*Table 1*

**System of the toothed whales (Odontoceti) mentioned in this paper**

After Norman and Fraser 1963; Rice 1977

| |
|---|
| River dolphins: Platanistidae |
| 1. *Inia geoffrensis* Amazon Dolphin |
| 2. *Platanista minor* Indus Dolphin |
| 3. *Pontoporia blainvillei* La Plata Dolphin |
| Ocean dolphins: Delphinidae |
| 1. *Delphinus delphis* Common Dolphin |
| 2. *Lagenorhynchus albirostris* White-beaked Dolphin |
| 3. *Tursiops truncatus* Bottle-nosed Dolphin |
| Phocoenidae |
| 1. *Phocoena phocoena* Harbor Porpoise |

The bodies of *Inia geoffrensis, Tursiops truncatus* and *Phocoena phocoena* were dissected and investigated with the methods of macroscopical anatomy. Moreover, tissue samples were taken from the sternal part of the shoulder joint cavity in *Inia geoffrensis* and processed histologically into stained and coverslided sections. In order to analyze the movements of the flippers, films in normal and in high speed (24 and 64 frames/s) were taken of *Inia geoffrensis* and *Tursiops truncatus* at the Duisburg Zoo.

## Morphology and function of the pectoral girdle

### Sternum

The morphology of the sternum in *Inia geoffrensis* is quite atypical for a member of the toothed whales (Odontoceti). It is a broad, flat and unsegmented bony element (Fig. 4). There is no division into manubrium and sternebrae like in other Odontoceti and most mammals. The sternum is nearly hexagonal in shape and shows a marked cranial projection which is deeply clefted into two digitiform processes, the cranial processes of sternum. In its cranial half the sternum shows rather flat, paired lateral and ventral projections with sharp distal edges, the lateral and ventral processes of sternum. The three projections on each side of the sternum which are orientated perpendicular to each other, together form a broad and shallow accessory groove for the proximal end of the humerus (lesser tubercle, see below). Four pairs of ribs attach to the sternum.

In contrast to the conditions in *Inia*, the sternum in *Tursiops* (Fig. 4) is typical for a member of the Odontoceti. It is divided into the broad manubrium and two or more slender sternebrae. Separate sternebrae regularly occur in young animals and co-ossify later, but residues of the sutures remain between the sternocostal articulations of both sides. Usually there are five or six pairs of true or vertebrosternal ribs in *Tursiops*. There are no sternal projections with the exception of flat lateral processes on the lateral borders of the manubrium. In *Tursiops*, however, these processes do not take part in the articulation of the humerus.

Because of its shape and its three different processes forming an accessory osseous joint cavity for the humerus on either side, the sternum of *Inia* seems to be unique within the Cetacea and even the Mammalia on the whole. No comparable structure occurs in other toothed whales (Odontoceti). Like in other Odontoceti, however, the sternum in *Inia* has a great relative size, approximately amounting to 8% of the total length of the skeleton. Thus, the sternum forms a stable anteromedial portion of the ventral wall of the thorax and pro-

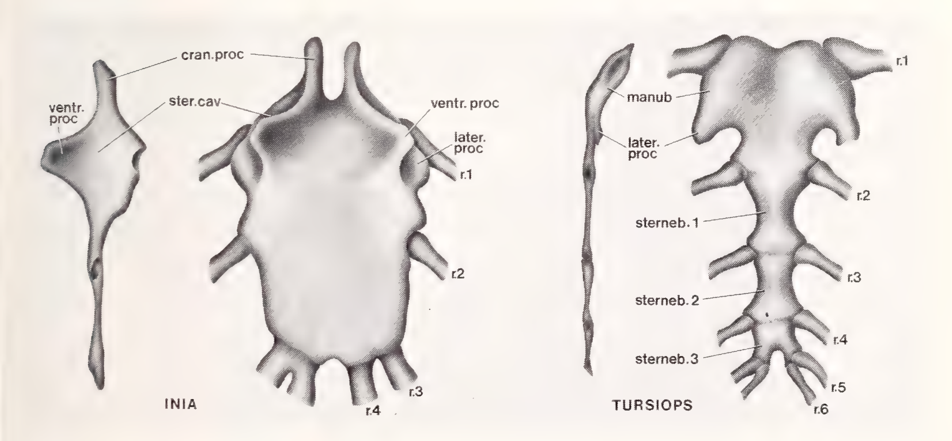



*Fig. 4.* Sterna of *Inia geoffrensis* and *Tursiops truncatus* in lateral aspect (on the left) and ventral aspect (on the right). Notice the broad accessory joint cavity in *Inia* situated between the specific lateral, ventral and cranial processes of the sternum (For abbrev. see p. 307).

vides a broad area of origin for the infrahyal, cervical, pectoral and abdominal muscles. In whalebone whales (Mysticeti), the single-pieced sternum is a rudimentary element of very small size; its length amounts to 1.4–3.5% of the total length of skeleton (Klima 1978). Here the sternum is linked with the first pair of ribs only, thus forming a very incomplete ventral connection between both halves of the thorax. Because of its small relative size, the sternum in whalebone whales is of minor importance for the attachment of the infrahyal and the pectoral musculature.

## Scapula

In *Inia* (Fig. 5 a) the scapula shows the same basic shape as in most members of the Odontoceti (Fig. 5 b). It is a large, flat triangular bone. Like in all Odontoceti, its vertebral border (margo medialis) is rounded, its posterior border (margo inferior) is slightly concave. The broad and flat acromion does not form the summit of the shoulder in order to roof the glenoid cavity, but points cranialward as a projection of the front border of scapula (margo superior), next to the anterior rim of the glenoid cavity.

In spite of basic agreements, the scapula of *Inia* differs in several features from that of the marine dolphins as for instance *Tursiops,* and obviously shows a more primitive condition (Fig. 5). *Inia* has a low spina scapulae extending into the acromion and separating the suprainatous and infraspinatous fossae. Like in *Pontoporia* (Strickler 1978), the supraspinatous fossa is rather broad and deep and serves for the origin of the powerful Supras-

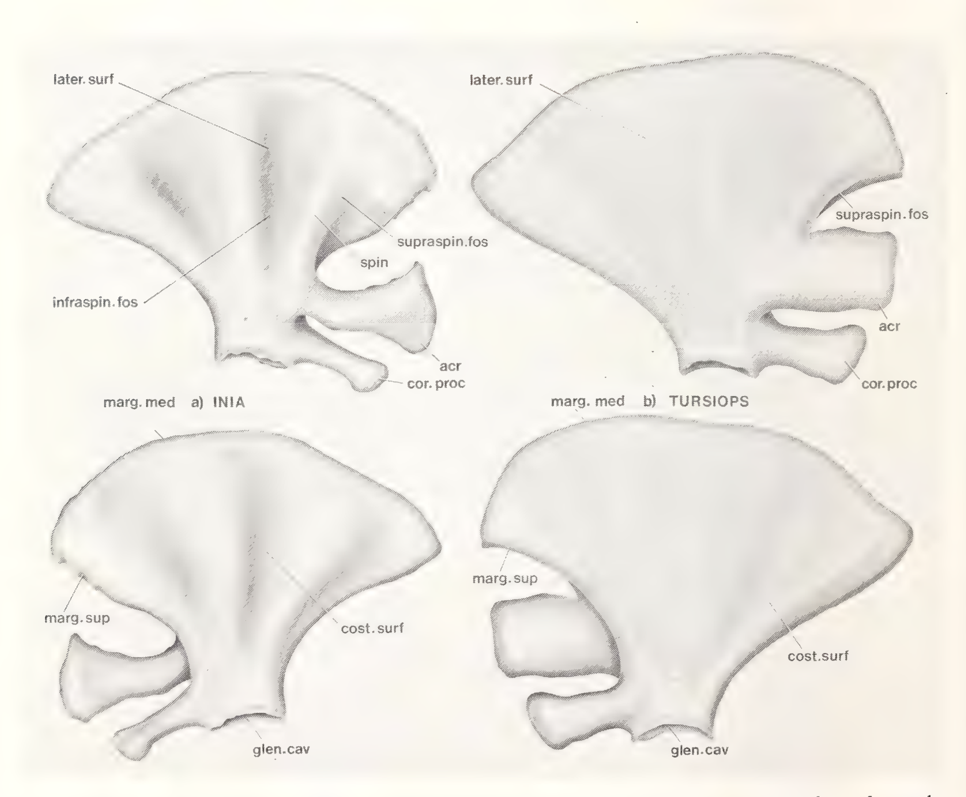



*Fig. 5.* Right scapulae of *Inia geoffrensis (left)* and *Tursiops truncatus (right).* Lateral surface of scapulae above, costal surface of scapulae below. Notice the long coracoid process which points ventralward, and the broad concavity of the supraspinatous fossa in the scapula of *Inia* (For abbrev. see p. 307).

pinatus. The infraspinatous fossa is broad and shallow but still distinct, like the groove of the Teres major which originates in the posterior part of the lateral surface of scapula.

In *Tursiops,* however, no trace is left of the spina scapulae. The acromion and the lateral surface of scapula lie exactly in the same plane. The supraspinatous fossa is only vestigial and appears as a narrow notch at the anterior end of the margo superior.

Further differences between the scapulae of *Inia* and *Tursiops* consist in the orientation of the acromion and the coracoid process to each other (Fig. 5). In *Inia* both projections lie in different planes, forming a wide gap for the passage of the strong Supraspinatus (dorsoventral aspect). In *Tursiops* this gap is rather narrow. Moreover, the coracoid process in both species points into different directions. In *Tursiops* it projects cranialward, forming only a very small angle with the acromion (lateral aspect). In *Inia,* the coracoid process points slightly cranioventralward, inclining toward the sternum and thus forming a wider angle with the acromion. This inclination of the coracoid process in *Inia* obviously has a certain significance for the connection of scapula and sternum, established by the Pectoralis minor.

As to the shape of the scapula, *Inia* shares more common features with the terrestrial mammals than *Tursiops* does. The more complex surface morphology of the scapula in *Inia* stands for a high differentation of the corresponding muscles capable of complicated and extensive movements of the flipper (cf. Pilleri et al. 1976 for *Platanista;* Strickler 1978 for *Pontoporia*). Similar conditions are to be expected for the movements of the scapula in *Platanista* and *Pontoporia*, whereas in *Inia* the mobility of the scapula is somewhat restricted because of its unusual connection with the shoulder joint. In *Tursiops* and other marine Odontoceti the scapula shows a relatively simple surface morphology. Here the scapula obviously gives rise to less differentiated muscles responsible for comparatively uniform movements of the flipper.

### Humerus

The humerus in *Inia* (Fig. 6) is short and stout. It consists of a large, rounded proximal head, a broad, flattened body or shaft in the middle, and a distal condyle which is slightly convex. The distal condyle articulates with the radius and the ulna. The head of humerus, which is nearly hemispherical, merges at its circumference in an irregularly shaped neck. On the medioventral side of the latter a broad rugged process rises, which is nearly oval in shape, the lesser tubercle of humerus. As it lies almost in one curvature with the surface of the head of humerus, the lesser tubercle can be regarded as some kind of an accessory condyle of the humerus which articulates with the sternum. The exceptionally broad lesser tubercle, into which the strong Subscapularis is inserted, fuses to the relatively small greater tubercle. The latter is situated directly at the proximal end of the radial border of the humerus shaft, thus serving for the insertion of the well developed Supraspinatus. The greater tubercle and the head of humerus are separated by a deep notch representing the cavity for the subdeltoid bursa, the configuration of the three projections otherwise being comparable with that in *Homo* (Fig. 6).

The outer (radial) border of the humeral shaft in *Inia* runs from the greater tubercle to the rather prominent lateral epicondyle and as a sharp bony rim supports the proximal part of the outer (radial) edge of the flipper because in Odontoceti (compared with terrestrial mammals) the anterior extremity normally is held in a position of inward rotation, the radial edge of the humerus shaft (margo lateralis) together with the greater tubercle points cranioventrally, whereas the lesser tubercle points medioventrally. On the opposite side the sharp inner (ulnar) border of the humeral shaft runs from the head of humerus to the slightly prominent medial epicondyle and supports the proximal part of the inner (ulnar) edge of the flipper. Between both edges of the humeral shaft there are two broad planes, the dorsolateral and the medioventral surfaces of humerus. The proximal part of the dorsolateral surface, near to the neck of humerus, bears a rough elevation, the deltoid tuberosity, for the insertion of the Deltoideus (not labeled in Fig. 6). The medioventral surface near to its ulnar border serves as a

broad insertion area for the Pectoralis major and the Latissimus dorsi. In *Pontoporia blainvillei,* the La Plata Dolphin, the osteology of humerus and scapula is nearly identical with that of *Inia* (cf. STRICKLER 1978).

The humerus in *Tursiops,* however, like in other marine Odontoceti (e.g. *Lagenorhynchus albirostris*) differs from that in *Inia* in several important features. Being approximately of the same thickness, it is much shorter and its borders are not edged but rounded. The most important differences concern the position of the greater and lesser tubercles. In *Inia* both tubercles adjoin each other and are partially fused, whereas in *Tursiops* they have completely merged in one massive and strongly prominent common tubercle. The different positions of the tubercles are most conspicous in the cranial aspects of both humeri (Fig. 6; diagrams at right showing the angles between the greater tubercle and the common tubercle, respectively, and the radial border of humerus). Whereas in *Inia* and *Pontoporia* the head of humerus and both tubercles principally show the same arrangement as in *Homo,* except that in *Inia* the tubercles have a reciprocal size and are not separated by the cavity of the deltoid bursa, a clearly different situation is found in *Tursiops.* Like in *Lagenorhynchus,* the whole proximal end of the humerus seems to have been "rotated" by approx. 90° outward about the axis of the flipper so that the resulting common tubercle projects from the dorsolateral surface of humerus. The shoulder girdle of *Phocoena phocoena,* another marine dolphin, however, obviously differs from those of *Tursiops* and *Lagenorhynchus* in the position of both the head of humerus and the (single) tubercle (cf. SMITH et al. 1976). – Whether it is correct to derive the morphology of the proximal end of the humerus (head of humerus, tubercles) in *Tursiops, Lagenorhynchus* and *Phocoena* from the conditions in *Inia* and *Pontoporia* and whether the tubercles in whales are homologous to those in primates (*Homo*) has to be shown by further detailed investigations.

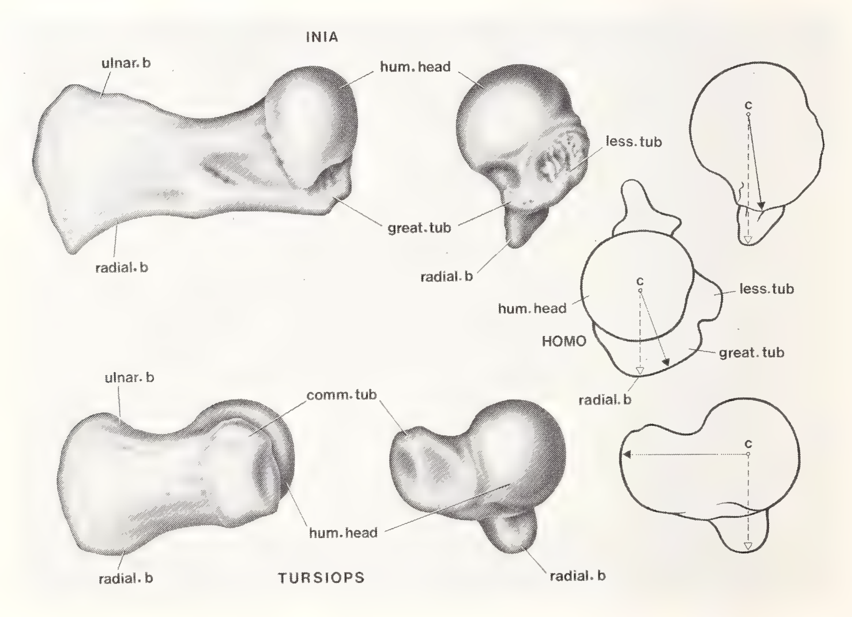



*Fig. 6.* Right humeri of *Inia geoffrensis (above)* and *Tursiops truncatus (below).* Dorsolateral aspect on the left, cranial aspect in the middle. Diagrams on the right show the angle between the greater tubercle (black arrow) and the radial border (white arrow) of humerus in *Inia (above)* and in *Homo (center)*, and between the common tubercle (black arrow) and the radial border of humerus (white arrow) in *Tursiops*, respectively *(below)*. In *Homo* the radial border is not to be seen (level marked by radial b). (For abbrev. see p. 307), Combined after FICK (1904), GRAY (1973) and FRICK–LEONHARDT–STARCK (1977)

From the standpoint of functional morphology, the differences between the humeri in *Inia* and *Tursiops* as to their shape and to the location of their tubercles can be interpreted as follows. In *Inia* and *Pontoporia*, which obviously represent the more primitive (plesiomorphous) conditions, the proximal part of the humerus on both its dorsolateral and medioventral surfaces shows a series of distributed insertion areas and low projections, respectively, into which single muscles are inserted, the greater tubercle being the smaller one. The whole set of strongly differentiated muscles should render possible manifold and extensive, but perhaps less powerful movements of the humerus. In *Tursiops* and *Lagenorhynchus*, however, which obviously represent a derived (apomorphous) condition, the highly prominent common tubercle, which arises from the dorsolateral surface of humerus, is concentrating the tractive power of several muscles to one point or its distal edge, respectively (high moment of rotation). In *Tursiops* and *Lagenorhynchus* these muscles therefore should render possible more powerful movements of the flipper in only a few directions, especially the movements upward (extension) and forward (abduction).

## Structure of the shoulder joint

The shoulder joint in *Inia* comprises three bony elements, scapula, humerus and sternum (Figs. 7–8, 11–12, 14). In it the globular head of humerus is opposed by the cup-like "acetabulum" formed by the glenoid cavity of the scapula and the accessory joint cavity of the sternum (c.f. KLIMA et al. 1979). In contrast to the conditions in *Tursiops* and in most mammals (including man) where the shoulder joint represents a simple spheroidea (Articulatio spheroidea; Nomina anatomica, Tokyo), in *Inia* more than half of the humeral head is held in the "acetabular" cavity, the joint coming close to the hip point in terrestrial mammals (Enarthrosis globoidea, FICK 1904; Enarthrosis, BRAUS 1921; TERRY 1947). Only the head of humerus and the glenoid cavity of the scapula as the primary parts of the shoulder joint are covered with a layer of hyaline cartilage. The secondary (accessory) joint cavity of the sternum, however, is coated by a thick layer of collagen and elastic fibers (Fig. 10). These fibers are part of the broad aponeurosis of the Pectoralis minor.

The synovial cavity, which is filled with the synovial fluid, is enclosed between the surfaces of the humeral head and the glenoid cavity of scapula; it extends into the widespread and folded articular capsule (Fig. 14D). The synovial cavity dorsomedialward slips under the Subscapularis; medioventralward, in some phases of movement, it slips under the lateral

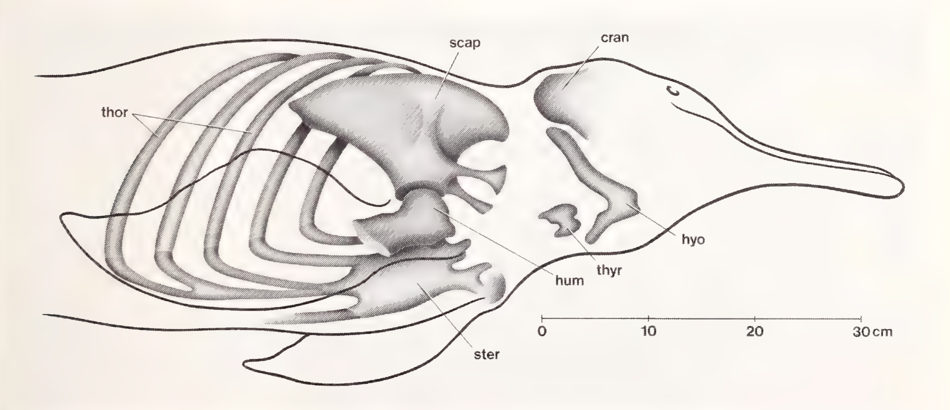



*Fig. 7.* Ventrolateral aspect of the right side of *Inia geoffrensis*, showing the position of the shoulder girdle. For better orientation, the same ventrolateral aspect is used in the Figures 8, 11–12, 13, 14 A–C (For abbrev. see p. 307)

border of the accessory joint cavity of the sternum. A large synovial bursa, the subscapular bursa, lies within the folded capsule beneath the tendon of the Subscapularis and communicates with the synovial cavity. Another synovial bursa, the subdeltoid bursa (Fig. 14B), is situated between the medial surfaces of the Deltoideus and the Supraspinatus on the one hand and the articular capsule on the other hand. It does not communicate with the synovial cavity.

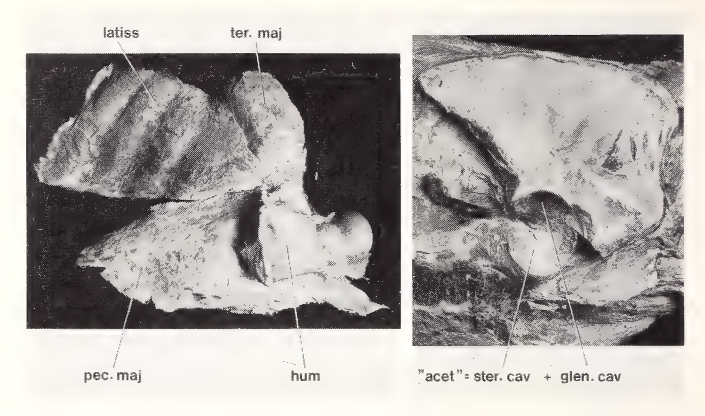



*Fig. 8. Inia geoffrensis.* Photographs showing the removed humerus *(left)* and the corresponding complex joint cavity of scapula and sternum *(right)*. Same ventrolateral aspect as in Fig. 7

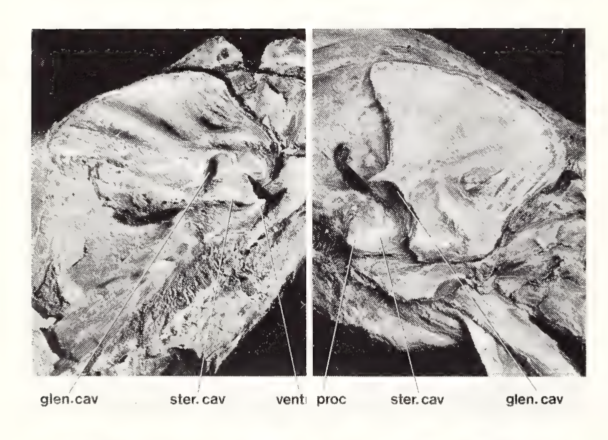



*Fig. 9. Inia geoffrensis.* Photographs of the complex cavity of the shoulder joint in different aspects to show its quality as an enarthrosis. *Left:* ventrolateral aspect, slightly from caudal. *Right*: same aspect, slightly from cranial

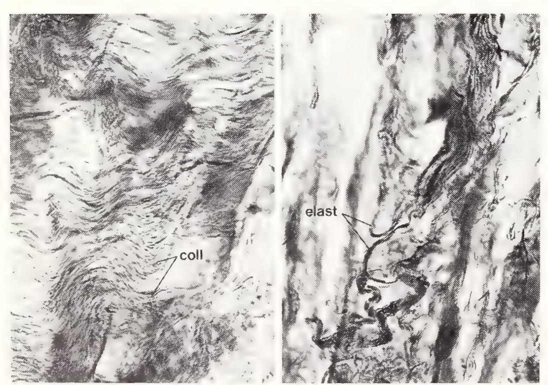



*Fig. 10. Inia geoffrensis.* Connective tissue taken from the surface of the accessory joint cavity for the humerus, formed by the sternum. The tissue consists mainly of bundles of parallel collagen fibers (coll) and of single curled elastic fibers (elast) (Sections stained with resorcin-fuchsin, magnification 400 X)

The articular capsule of the shoulder joint is strengthened by several ligaments. The glenoid ligament (Fig. 14C) encircles the posterior part of the glenoid border of the scapula, giving some fibers to the sternoglenoidal ligament and to the very strong glenohumeral ligament. The narrow sternohumeral ligament (Fig. 14A) extends between the ventral process of sternum and the dorsolateral surface of humerus.

Outside the articular capsule, the thin sternoacromial ligament (Fig. 14B–D), which runs parallel to the Pectoralis minor, again stabilizes the connection between sternum and scapula. In the cranial part of the scapula there are three ligaments supporting the Subscapularis, the Supraspinatus and the Deltoideus (Fig. 14B). They are the acromiomarginal, coracomarginal and coracoacromial ligaments.

## Movements in the shoulder joint

Theoretically, the shoulder joint in *Inia* as a specialized spheroidea (enarthrosis; Terry 1947) is capable of movements around an indefinite number of axes. The following three of them are considered the main axes, permitting three main kinds of movement: 1. the longitudinal axis of the shoulder joint (parallel to body axis) for extension and flexion, 2. the sagittal (dorsoventral) axis of the shoulder joint for abduction and adduction, and 3. the longitudinal axis of the humerus for outward and inward rotations. The actual movements of the flipper more or less are a combination of these main kinds of movement, being characterized as follows (Fig. 11; for orientation see Fig. 7).

*Extension:* The humerus is moved dorsalward, i.e. the flipper is raised.
*Flexion:* The humerus is moved ventralward, i.e. the flipper is depressed.
*Abduction:* The humerus is moved lateralward, i.e. the flipper is drawn forward.
*Adduction:* The humerus is moved medialward, i.e. the flipper is drawn backward.

*Outward rotation:* The humerus is turned outward around its longitudinal axis, i.e. the front border (radial edge) of the flipper is rotated upward.

*Inward rotation:* The humerus is turned inward around its longitudinal axis, i.e. the front border (radial edge) of the flipper is rotated downward.

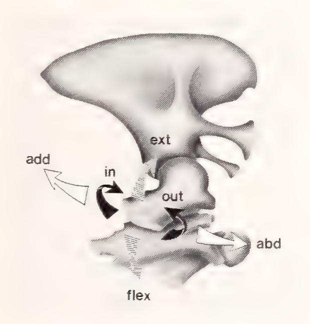



*Fig. 11.* Diagram showing the main possibilities of movements in the shoulder joint of *Inia geoffrensis*: extension (ext) and flexion (flex), abduction (abd) and adduction (add), inward rotation (in) and outward rotation (out). Same ventrolateral aspect as in Fig. 7

## Muscles of the neck and shoulder

After removal of the well developed, rather thick panniculus carnosus of *Inia* in the neck and shoulder girdle region, the corresponding superficial muscles appear (Figs. 12, 13). In lateral view of the neck, the greatest muscle is the Sterno-humero-mastoideus complex. In *Inia* like in *Platanista* (Pilleri et al. 1976) this muscle complex is particularly large and strong compared with that of *Tursiops* and other Odontoceti (*Delphinus,* l.c.). In *Inia* the Sterno-hum-

ero-mastoideus complex is divided into two parts, both of them being inserted into the lateral surface of the mastoid process by a strong (common) tendon. The medioventral part of the complex consists of one long sternal head arising from the medial side of the ventral process of sternum, the Sternomastoideus. The dorsolateral part has two heads, both arising from the humerus, the first one from its radial border, the second one further dorsally from the dorsolateral surface of humerus. These two heads together represent the Mastohumeralis. The dorsal head of the latter is fused to the Omohyoideus which crosses beneath the remaining part of the Sterno-humero-mastoideus complex.

The division of the Mastohumeralis into two heads together with the fusion of its dorsal head with the Omohyoideus is the most conspicous feature of the whole Sterno-humero-mastoideus complex. We have found these conditions in both specimens of *Inia* examined. Although a certain variation within the species cannot be excluded, it seems very probable

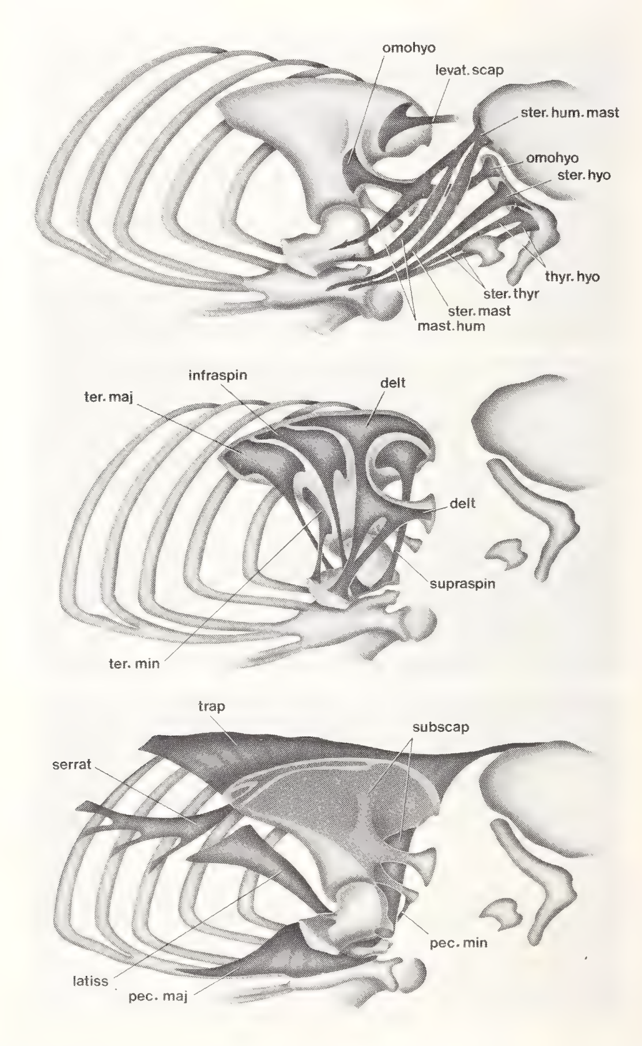



*Fig. 12.* Diagram showing the arrangement of some muscle groups of the neck and shoulder girdle region in *Inia geoffrensis.* Same ventrolateral aspect as in Fig. 7 (For abbrev. see p. 307).

that this arrangement of muscles has to be regarded as a characteristic of *Inia* only. On the one hand, the functional significance of this muscle complex may lie in the reciprocal fixation and movement of the head and humerus. The powerful muscles situated on both sides can flex the neck ventralward and can bring the head either sideward or downward, according to their unilateral or bilateral action. This peculiar mobility of the head in *Inia* is well known (cf. PILLERI et al. 1976 for *Platanista*). If the head is fixed, however, the muscle complex can abduct the humerus. On the other hand, the Sterno-humero-mastoideus together with the Omohyoideus may be important for the fine adjustment of scapula, humerus, sternum and cranium to one another and for the stabilisation of the shoulder joint.

Apart from the Sterno-humero-mastoideus complex, the strong infrahyoid musculature also contributes to the considerable mobility of the head in *Inia* on the one hand, and to the fixation of the sternum (and the shoulder girdle) on the other hand. The latter group consists of the Sternohyoideus, Sternothyroideus and Thyrohyoideus, together with the Omohyoideus. Like the Sternohumero-mastoideus complex the infrahyoid musculature shows a certain tendency to split up and form new heads. Parts of both the Sternothyroideus and Thyrohyoideus are separate and have fused into one portion which runs lateral from the thyroid cartilage and is inserted into the hyoid bone.

The Trapezius of *Inia* is well developed. It is inserted almost into the whole vertebral border (margo medialis) of the scapula (cf. PILLERI et al. 1976 for *Platanista*). In its anterior, most cranial part, muscle fibers appear which obviously belong to the Rhomboidei but cannot be separated.

The Levator scapulae originates from the outer surface of the deltoid fascia, at the level of the supraspinatous fossa, and is inserted into the cervical vertebrae. The Omohyoideus arises from the deltoid fascia, too, at the level of the basis of the acromion, to be inserted into the hyoid bone.

## Muscles of the shoulder and arm

After removal of the superficial muscles and of the common deltoid and infraspinatus fasciae, the deep muscles appear (Fig. 12, 13). The Deltoideus covers more than half of the lateral surface of the scapula and the major part of the lateral surface of the shoulder joint. It arises from the anterior half of the vertebral border (margo medialis) and from the adjacent part of the lateral surface of scapula, as well as from the spine and the acromion. Its posterior margin overlaps the Infraspinatus. The Deltoideus inserts into a broad tuberosity on the dorsolateral surface of humerus (no lettering in Fig. 6); on the whole it extends the flipper and rotates it outward. Its acromial part abducts the flipper forward, and, if rotated outward, rotates in inward (exact course of muscle see in Fig. 13).

After removal of the Deltoideus, the Supraspinatus appears (Fig. 14A). It arises from the supraspinatous fossa, the inner (medial) side of the acromion and the acromiomarginal ligaments (Fig. 14B), to be inserted into the (small) greater tubercle. The powerful muscle abducts the flipper and rotates it outward, if rotated inward, and rotates it inward, if rotated outward.

Medial and caudal to the Deltoideus arises the broad Infraspinatus, being inserted distal to the Supraspinatus, near the radial border of humerus. The Infraspinatus adducts the flipper and rotates it outward. Caudal to the Infraspinatus, on the lateral surface of scapula near its posterior border, there arise dorsally the strong Teres major and ventrally the small Teres minor. Both attach to the humerus near its ulnar border, the Teres major on the dorsolateral, the Teres minor on the medioventral surface. They adduct the flipper and rotate it inward, if rotated outward.

Nearly the whole medial (costal) surface of scapula gives origin to the powerful Subscapularis (Figs. 12, 14C, D). The area of origin includes the broad and firm interosseous membrane stretching between the margo superior and the coracoid process (Fig. 14B) and

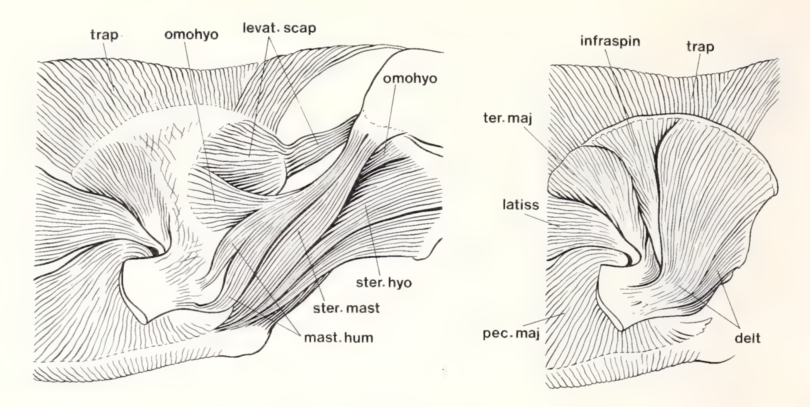



*Fig. 13.* Morphology of the musculature of the neck and shoulder girdle in *Inia geoffrensis.* Same ventrolateral aspect as in Fig. 7. *Left:* superficial layer. *Right*: deep layer. (For abbrev. see p. 307)

*Fig. 14.* Morphology of the muscles, ligaments and articular facets of the shoulder joint in *Inia geoffrensis.* Figs. A–C same ventrolateral aspect as in Fig. 13, after removal of superficial layers. Fig. D in dorsomedial aspect. (For abbrev. see p. 307)

supporting the Supraspinatus which runs at its lateral side. The Subscapularis is inserted with a broad tendon into the large (oval) lesser tubercle. It flexes and rotates the flipper inward and assists in both abduction and adduction by the contraction of its anterior and posterior parts, respectively.

The Pectoralis minor runs parallel to the Subscapularis and Supraspinatus muscles, being embedded between their front borders. It arises with a flattened fibrous aponeurosis from the broad area between the lateral, ventral and cranial processes of the sternum (accessory osseous joint cavity for head of humerus) and is inserted with a thin muscular part into the tip of the coracoid process. As to the circumduction of the scapula, which is limited anyway, the contraction of this small muscle is of only minor importance. The main function of the Pectoralis minor is to fix the scapula at the sternum. i.e. to stabilize the complex joint cavity for the humerus. Moreover, it serves as a coating of the accessory osseous joint cavity formed by the sternum (see p. 6).

From the chest and trunk there arise two strong muscles, both being inserted into the ventromedial surface of the humerus, near its ulnar border. The first one, the Pectoralis major, on the whole flexes the flipper and rotates it outward. Its posterior portion assists in the adduction, the anterior portion in the abduction of the flipper. The second one, the Latissismus dorsi, mainly serves as a strong adductor, assisting in the inward rotation of the flipper, if rotated outward.

The Serratus anterior, which arises from the thorax, is inserted into the vertebral border (margo medialis) of the scapula and rotates it caudalward and ventralward.

## Muscle action

In general, the musculature of the shoulder girdle region has two main functions, the separate movement 1. of the scapula and 2. of the humerus, both of which normally are combined in the actual movements of the flipper. In *Inia,* however, the mobility of the scapula is rather restricted because of its indirect linkage with the sternum, which takes part in the formation of the shoulder joint. Therefore the most extensive movement of the scapula should be its rotation around the shoulder joint, the sternum being some kind of fixed point.

In detail, movements of scapula and humerus are caused mainly by the action of the following muscles (see Fig. 11 and 12):

Dorsalward elevation of the scapula (limited): directly by the Trapezius on the whole and the Rhomboidei, indirectly by the Latissimus dorsi.

Ventralward depression of the scapula (limited): directly by the most cranial head of the Serratus anterior and (only slightly) the Pectoralis minor; indirectly but powerful by the Pectoralis major and the Subscapularis.

Cranialward displacement of the scapula (limited): by the anterior part of the Trapezius and of the Rhomboidei, by the Levator scapulae and the Omohyoideus, and indirectly by the Mastohumeralis.

Caudalward displacement of the scapula (limited): by the posterior part of the Trapezius as well as of the Serratus anterior; indirectly by the Latissimus dorsi and the posterior part of the Pectoralis major.

Extension of the humerus: mainly by the Deltoideus on the whole, the Infraspinatus and the Mastohumeralis (in part), and to some extent by the Teres minor.

Flexion of the humerus: mainly by the Pectoralis major and partially by the Subscapularis.

Abduction of the humerus: mainly by the Mastohumeralis and the Supraspinatus as well as the acromial part of the Deltoideus, assisted by the anterior part of the Subscapularis, according to the position of the humerus; also by the anterior part of the Pectoralis major.

Adduction of the humerus: mainly by the Latissimus dorsi, the posterior part of the Pec-

toralis major, the Teres major and Teres minor, the Infraspinatus and, according to the position of the humerus, also by the posterior part of the Subscapularis.

Outward rotation: mainly by the Pectoralis major and the Infraspinatus, and, according to the position of the humerus, also by the Supraspinatus, Deltoideus and Mastohumeralis.

Inward rotation: mainly by the Latissimus dorsi and the Teres major, the posterior part of the Subscapularis, and, partially, depending on the position of the humerus, also by the Supraspinatus and the acromial part of the Deltoideus.

On the whole, the action of the highly differentiated muscles of the shoulder girdle in *Inia* brings forth rather complicated movements of the flippers in all directions. In *Tursiops, Lagenorhynchus* and other marine (pelagic) dolphins, however, the flippers are obviously moved heavily in only a few directions by more uniform muscle groups.

## Discussion

It was already Jardine (1837) who mentioned that in comparison with their marine (pelagial) relatives, the river dolphins of the genera *Inia* and *Platanista* are relatively slow swimming animals. Layne (1958), who made observations on *Inia geoffrensis* in its natural habitat, was able to confirm these results. He writes: "Amazon dolphins typically swam at a leisurely pace averaging about 2 m.p.h. . . ." and describes their behavior as "generally somewhat lethargic". As to Amazon dolphins in captivity, the same behavior was observed (Layne and Caldwell 1964): "The only times they moved with greater rapidity were when they were alarmed or feeding. . . . The normal swimming speed was between 1 and 2 m.p.h. (i.e. 0.45–0.90 m/s), and the maximum speed recorded was approximately 10 m.p.h. (i.e. 4.5 m/s). . . . Free-swimming marine dolphins, however, often travel much faster, speeds from about 12 to 34 m.p.h. (i.e. 5.4–15.2 m/s) having been reported (Petersen 1925; Gray 1936; Moore 1953). Compared with these pelagial dolphins, the Amazon dolphin *Inia* appears to be an exceptionally slow swimmer."

As to the *Inia* specimens of the Zoological Garden in Duisburg, two of which were available for dissection later, Horstmannshoff (1975) calculated a swimming speed of about 1 m/s during normal activity. The authoress adds, however, that while playing or in flight, the dolphins can increase their swimming speed considerably.

In order to draw a comparison, data from Pilleri et al. (1976) about *Platanista* are added (p. 21): "When swimming slowly the swimming speed of young and subadult animals varied from 0.1–0.8 m/s. It rose to approx. 0.8–0.9 m/s during fast parallel swimming. When attacking (biting) a partner, chasing fish, in a panic situation or during pursuit by a partner it attained 1.5 m/s." Pilleri et al. (1976) continue . . ." the maximum speed of the animals recorded in a panic situation in the tank was only 1.9 m/s as against 7.8 m/s average in *Delphinus*" (p. 124).

Our own observations on live specimens of *Inia* in the Zoological Garden in Duisburg correspond with the data cited above. We have made a film about live specimens of *Inia* and *Tursiops* in order to compare their swimming behavior. *Inia* is a rather slow but extremely manoeuvrable swimmer. In accordance with Hortsmannshoff (1975) we have noticed that the *Inia* specimens were swimming nearly as often in prone as in supine position. Swimming in side position was less frequent, while one flipper, being held downward, occasionally touched the ground over longer distances, as it was reported of *Platanista* by Pilleri et al. (1976). However, in *Platanista* the side position is the most common swimming attitude: . . . "*Platanista* swims predominantly on its side in the horizontal plane . . ." (l.c.).

In *Inia*, locomotion is not only achieved by simple straightforward movements, but is completed by a whole spectrum of turns, like e.g. the rotation of the body around its long axis, the so-called "barrel-roll" movements (Layne and Caldwell 1964), or the rotation aside (yaw), and dorsalward or ventralward (pitch), these turns being correlated with a

strong curvature of the body. Often the animals take an oblique or vertical position, with the head up and down, respectively. Sometimes the dolphins turn like in somersault (HERALD and DEMPSTER 1965; HORTSMANNSHOFF 1975). All these turns obviously are not conditioned only by the narrowness of the tanks in captivity but also occur in specimens of *Inia* living in their natural habitat (LAYNE 1958).

In the locomotion of *Inia,* like in all cetaceans, the trunk and the caudal fluke represent the driving element. Alterations of the direction of motion and turns are initiated by movements of the head and the highly mobile neck. The continuation and completion of manoeuvers is achieved mainly by the large and broad flippers, which also serve for the stabilisation of the equilibrium. LAYNE and CALDWELL (1964) write: "The relatively large flukes and flippers of *Inia* also appear to be correlated with its slow swimming habits, since in a slow moving dolphin larger control surfaces are probably necessary to maintain manoeuvrability and stability". Moreover, the flippers of *Inia* show an extraordinary mobility in all directions. We could observe particularly extensive inward and outward rotations (Fig. 15). In this connection both flippers are not always moved simultaneously, but are often used asyn-

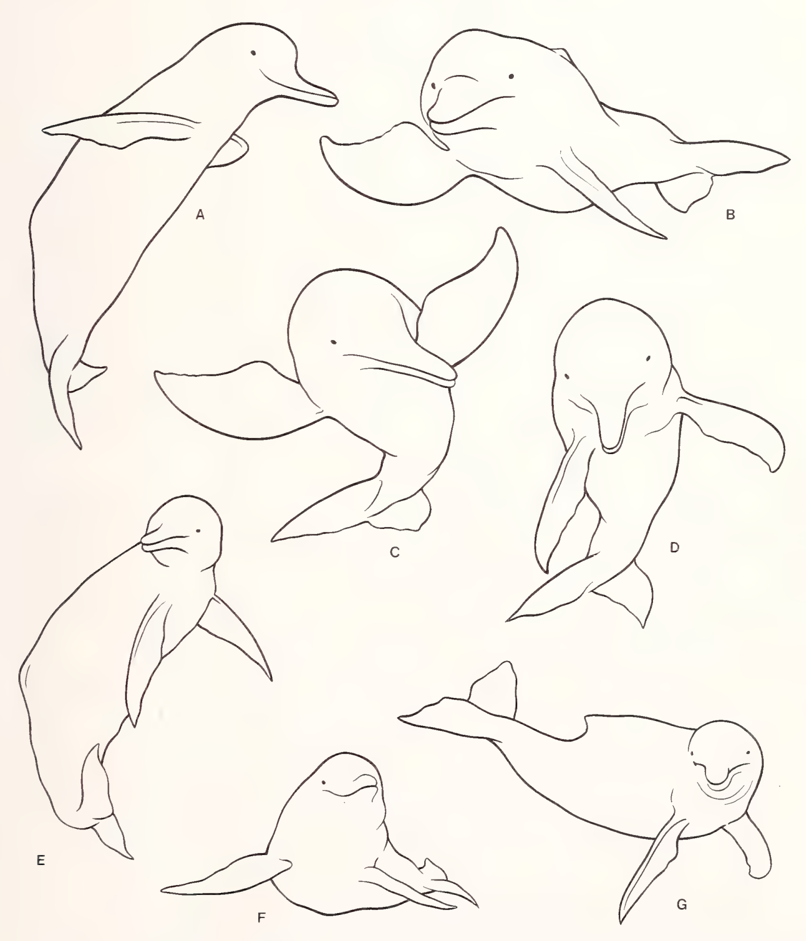



*Fig. 15.* Contour drawings from the frames of a film about *Inia geoffrensis* showing some phases of the movements of the flippers. Notice the extension in A and C, the flexion in D, E, and G, the abduction in B, F, and G, the adduction in A and E, the outward rotation in D, E, and G, and the inward rotation in C

chronically, as it was reported by HORTSMANNSHOFF (1975). LAYNE and CALDWELL write: "Another distinctive feature perhaps associated with the mode of locomotion of *Inia* is the marked flexibility of the flippers as compared to those of fast-swimming dolphins in which they mainly serve as hydroplanes. On several occasions we observed the captive *Inia*s propelling themselves very slowly forward by means of a rowing-like action of the flippers . . ."

Hence the large and rather broad flippers of *Inia* no doubt play an important role in all kinds of turning movements and can even assist in the propulsion of the body. In this respect, *Inia* not only differs from the fast-swimming marine dolphins, but also from the slow-swimming river dolphin *Platanista,* whose relatively small and narrow flippers obviously are not even involved in steering: "In these conditions it is doubtful whether the flipper in *Platanista* could have any steering capability" (PILLERI et al. 1976).

The extraordinary mobility and the biological role of the flipper in *Inia* without doubt are favored by the peculiar structure of the shoulder joint. The convergent shift of the shoulder blade and the sternum als well as the participation of the latter in the formation of the "acetabulum" for the humerus have transformed the original joint, which was widely open, into a nearly closed ball-and-socket joint, comparable to the hip joint of terrestrial mammals (Enarthrosis globoidea, FICK 1904; enarthrosis, TERRY 1947). This allows a more efficient use of the muscles involved in the proper movement of the flipper, because their holding function, necessary in an "open joint", in *Inia* is largely superfluous. Moreover, the deep, complex osseous cavity of the shoulder joint can receive and easily dissipate relatively high bearing forces even in extreme positions of the flipper.

In contrast to that of the fast-swimming marine dolphins, the shoulder girdle of *Inia* shows highly differentiated muscles in correlation with a characteristic surface relief of the appropriate skeletal elements. These differences have been ascertained by comparison of *Inia* with *Tursiops, Lagenorhynchus* and *Phocoena.* Further (although indirect) confirmation for this statement was found in some works on the myology of marine dolphins as for instance STANNIUS (1849), MURIE (1873), STERLING (1910a, b), SCHULTE and SMITH (1918), KUNZE (1912), HOWELL (1927, 1930), SMIRNOWSKY (1928), KLEINENBERG (1964), SOKOLOV and RODIONOV (1974) and PURVES and PILLERI (1978). On the other hand, the morphology and topography of the shoulder girdle in *Inia* in some features is rather similar to that of *Platanista,* e.g. in the powerful development of the Sterno-humero-mastoideus complex and in the occurrence of a strong Trapezius, which is largely or totally reduced in marine dolphins (MURIE 1873; HOWELL 1930; PILLERI et al. 1976). Compared with that of *Pontoporia,* another river dolphin, the shoulder girdle of *Inia* shows nearly identical conditions (cf. STRICKLER 1978). For instance both species have a broad supraspinatous fossa and a well developed Supraspinatus muscle. In contrast to marine toothed whales, *Inia, Platanista* and *Pontoporia* still retain some other primitive features, e.g. the distinct Serratus anterior as well as the Omohyoideus, the latter otherwise being known of one Delphinid species only (*Delphinus*; l.c.). This tendency for the retention of manifold single muscles as well as other morphological features emphasizes the evident similarity of the fresh-water dolphins with terrestrial mammals. Analogous conditions in another muscular system of *Platanista* was recorded by PILLERI et al. (1976): "The dorsal spinal musculature is more primitive than in *Delphinus* resembling that of terrestrial mammals. In *Delphinus* the separate units become fused into a single propulsive mass".

However, the differentiation of the shoulder girdle muscles in *Inia* is much more accentuated than in *Platanista* and *Pontoporia.* This is shown in the specific tripartition of the Sterno-humero-mastoideus complex and in its connection with the Omohyoideus. Moreover, this is shown by the clear separation of the Supraspinatus and the Infraspinatus, as well as by the extraordinarily strong development of the Pectoralis major, and, finally, in the transformation of the Pectoralis minor into a coating of the accessory joint cavity of the sternum.

Thus, all of these features of *Inia* mentioned above not only have to be regarded as primitive, i.e. plesiomorphous, characters (cf. *Pontoporia*; STRICKLER 1978) which recall the con-

ditions in terrestrial mammals. In addition, they stand for special adaptations of the slow-swimming *Inia* with respect to an extreme manoeuvrability in its shallow river habitat.

*Table 2*

**Comparison of the shoulder girdle and the mode of locomotion in Inia geoffrensis and Tursiops truncatus**

*Inia*

- flipper long and broad
- humerus long and flat, with two tubercles
- motive musculature of flipper more differentiated, insertions into humerus rather dispersed
- greater mobility of the flipper
- broad and deep articular cavity formed by both scapula and sternum
- shoulder joint represents a nearly closed ball-and socket joint (enarthrosis)
- low speeds of locomotion in shallow waters
- flippers mainly serve as manoeuvring organs (oars)

*Tursiops*

- flipper short and narrow
- humerus short and stout, with one common tubercle
- motive musculature of flipper less differentiated, insertions into humerus rather concentrated
- lesser mobility of the flipper
- narrow and flat articular cavity formed by the scapula only
- shoulder joint represents an unspecialized spheroidea
- high speeds of locomotion in the open sea
- flippers mainly serve as steering organs (hydroplanes)

## Summary

As in most whales, the shoulder girdle in the Amazon dolphin *Inia geoffrensis* consists of two bony elements only: scapula and humerus. However, the shoulder blade has lost its original mobility, being secondarily attached to the axial skeleton by the sternum. The latter takes part in the formation of the shoulder joint, which seems to be a unique feature not only within the Cetacea, but also within the Mammalia on the whole. The anatomical peculiarities of the shoulder girdle and joint in *Inia* are characterized as follows:

1. Sternum. In contrast to the segmented sterna of most Odontoceti, the sternum in *Inia* consists of only one single bone. It is relatively large and broad, having three distinct processes on either side for the attachment of muscles and ligaments. Between these processes, the ventrolateral surface of sternum bears a shallow groove, the accessory osseous joint cavity for the humerus.
2. Scapula. In contrast to the completely plain, flattened scapulae of most whales, the shoulder blade in *Inia* shows a characteristic surface relief similar to that of terrestrial mammals. Unlike the marine dolphins, in *Inia* there is still a distinct spina scapulae separating the supraspinatous and infraspinatous fossae, the former being rather broad. In other features *Inia* again differs from the marine dolphins, e. g. in the relatively large gap between the planes of the acromion and the coracoid process (cranial view) and in the setting angle between them (lateral view) as well as in the rostroventral inclination of the coracoid process.
3. Humerus. In contrast to the very short and rounded humeri in marine dolphins, the humerus in *Inia* is relatively long and flat and shows lateral edges. There are two tubercles of humerus. Because of the special position of the flipper, the greater tubercle (being the smaller one), which serves for the insertion of the Supraspinatus only, is not situated laterally like in terrestrial mammals but cranioventrally. For the same reason the lesser tubercle (being the larger one), which serves for the insertion of the strong Subscapularis, is situated medioventrally. Apart from this, the arrangement of the head of

humerus and both tubercula in *Inia* principally corresponds to the conditions in man. In *Tursiops* and other marine dolphins, however, there is only one (secondary) common tubercle which (like the head of humerus) seems to have been "rotated" by approx. 90° outward around the long axis of the flipper and thus arises from the dorsolateral surface of humerus.

4. Structure of the shoulder joint. In *Inia* the hemispherical head of the humerus is fitted into the cup-shaped "acetabulum" which is composed of the glenoid cavity of the scapula, situated dorsally, and the accessory joint cavity of the sternum, situated medioventrally. The humeral and scapular parts of the joint are covered with a layer of hyaline cartilage, the sternal part is covered with a thick layer of collagen and elastic fibers derived from the aponeurosis of the Pectoralis minor. A wide and folded articular capsule encloses the roomy synovial cavity, being strengthened by some ligaments. Three of them attach the sternum to both of the other components of the shoulder joint: the sternoacromial, sternoglenoidal, and sternohumeral ligaments.
5. Musculature. In accordance with the characteristics of the skeletal elements mentioned above, the flipper muscles in *Inia* are highly differentiated and show many separate, rather dispersed insertions into the humerus. In *Tursiops* and other marine dolphins, however, the flipper muscles tend to be inserted into the (secondary) common tubercle of humerus. A separate (additional) head of the Sterno-humero-mastoideus complex, which is fused with the Omohyoideus, has been found characteristic for *Inia* as well as the partial differentation of the Pectoralis minor into a coating of the sternal part of the "acetabular" cavity.
6. Muscle action. In *Tursiops* and other marine dolphins, the muscles of the shoulder girdle seem to be specialized in powerful movements of the flippers in a few directions only, mainly in extension/abduction and less in flexion/adduction. In *Inia*, however, the accent lies on variable and extensive, less powerful movements of the flippers in all directions, including inward and outward rotation.
7. The functional significance of the shoulder joint. The relatively large flippers of *Inia* can be rotated extensively in all directions by the highly differentiated appropriate musculature. Like oars, they actively take part in all kinds of turns and even in the propulsion of the body. Because of the unique articulation of the humerus with both scapula and sternum (enarthrosis), the flippers of *Inia* can work effectively even in extreme positions. By this *Inia geoffrensis* attains a particularly high manoeuvrability which should be an advantage in the shallow waters of the Amazon river system.


## Zusammenfassung

*Morphologie des Schultergürtels beim Amazonas-Delphin Inia geoffrensis mit besonderer Berücksichtigung des Schultergelenks und der Bewegungen der Flipper*

Wie bei den meisten Vertretern der Cetacea besteht der Schultergürtel des Amazonas-Delphins *Inia geoffrensis* nur aus zwei Elementen, Scapula und Humerus. Jedoch hat hier das Schulterblatt seine ursprüngliche Beweglichkeit eingebüßt, indem es über das Sternum (sekundär) am Achsenskelett aufgehängt ist. Darüber hinaus beteiligt sich das Sternum an der Bildung des Schultergelenks, was nicht nur innerhalb der Cetacea, sondern auch der Mammalia insgesamt einen Sonderfall darstellt. Die anatomischen Besonderheiten des Schultergürtels und des Schultergelenks sind folgendermaßen charakterisiert:

1. Sternum. Im Gegensatz zu den segmentierten Sterna der meisten Odontoceti liegt jenes von *Inia* als einheitliches Element vor. Es ist verhältnismäßig lang, ziemlich breit und weist jederseits drei deutliche Fortsätze auf, welche der Anheftung von Muskeln und Ligamenten dienen. Zwischen diesen Fortsätzen befindet sich auf der lateroventralen Fläche des Sternums eine flache Grube, die akzessorische Gelenkpfanne für den Humerus.
2. Scapula. Anders als bei den meisten Walen, bei denen sie völlig eben ist, weist die Scapula von *Inia* ein charakteristisches Oberflächenrelief auf und erinnert damit an die Situation bei den landlebenden Säugetieren. Im Gegensatz zu den marinen Delphinen ist bei *Inia* noch eine deutliche Spina scapulae vorhanden, welche die Fossae supraspinata und infraspinata voneinander trennt, wobei die erstere hier noch ziemlich breit ist. Auch in anderen Merkmalen weicht *Inia* von den marinen Delphinen ab, so in der verhältnismäßig breiten Lücke zwischen den Ebenen von Acromion und Processus coracoideus (Cranialansicht) und in dem Anstellwinkel zwischen beiden Fortsätzen (Lateralansicht), sowie in der Neigung des Processus coracoideus rostroventrad.
3. Humerus. Während die marinen Delphine sehr kurze und verrundete Humeri aufweisen, ist jener von *Inia* verhältnismäßig lang, flach und mit seitlichen Kanten versehen. Zwei Tubercula sind vorhanden. Infolge der speziellen Haltung des Flippers ist das (kleinere) Tuberculum majus, welches lediglich dem M. supraspinatus als Insertionsfläche dient, nicht lateral gelegen wie bei Landsäugetieren, sondern cranioventral. Das (größere) Tuberculum minus, welches der Insertion des kräftigen M. subscapularis dient, ist aus demselben Grund medioventral gelegen. Im übrigen entspricht die räumliche Zuordnung des Humeruskopfes und der beiden Tubercula zueinander bei *Inia* prinzipiell der Situation beim Menschen. Bei *Tursiops* und anderen marinen Delphinen ist dagegen nur ein (sekundäres) gemeinsames Tuberculum vorhanden, welches (wie auch der Humeruskopf) ungefähr 90° um die Längsachse des Flippers „außenrotiert" scheint und infolgedessen von der dorsolateralen Fläche des Humerusschaftes aufragt.

4. Bau des Schultergelenks. Bei *Inia* ist der halbkugelförmige Humeruskopf in das stark eingetiefte ,,Acetabulum" eingepaßt, welches aus der dorsal gelegenen Gelenkpfanne der Scapula und der medioventral gelegenen akzessorischen Gelenkgrube des Sternums besteht. Die Gelenkflächen von Humerus und Scapula sind mit einer Schicht hyalinen Knorpels überzogen, jene des Sternums mit einer dicken Schicht aus kollagenen und elastischen Fasern, welche sich aus der Aponeurose des M. pectoralis minor ableitet. Die weite und gefaltete Gelenkkapsel umschließt eine geräumige Gelenkhöhle und ist durch einige Ligamente verstärkt. Drei davon befestigen das Sternum an den beiden übrigen Komponenten des Schultergelenks, die Ligg. sternoacromiale, sternoglenoidale und sternohumerale.
5. Muskulatur. Im Einklang mit den obengenannten Charakteristika der Skelettelemente sind die Flippermuskeln von *Inia* stark differenziert und weisen einzelne, ziemlich zerstreute Insertionen am Humerus auf. Bei *Tursiops* und anderen marinen Delphinen hingegen neigen die Flippermuskeln dazu, an einem (sekundär entstandenen) gemeinsamen Tuberculum des Humerus zu inserieren. Das Auftreten eines zusätzlichen Kopfes im Sterno-humero-mastoideus-Komplex und seine Fusion mit dem M. omohyoideus sind für *Inia* charakteristisch, desgleichen die partielle Differenzierung des M. pectoralis minor zu einer Auskleidung des sternalen Teils des ,,Acetabulums".
6. Muskelfunktion. Bei *Tursiops* und anderen marinen Delphinen scheint die Schultergürtelmuskulatur auf kräftige Bewegungen der Flipper in nur wenigen Richtungen spezialisiert, vor allem auf Extension/Abduktion, weniger auf Flexion/Adduktion. Dagegen liegt bei *Inia* der Akzent auf mannigfaltigen und umfangreichen, weniger kräftigen Bewegungen der Flipper in sämtlichen Richtungen des Raumes, Außen- und Innenrotation inbegriffen.
7. Die funktionelle Bedeutung des Schultergelenks. Die verhältnismäßig großen Flipper von *Inia* können durch die zugehörige, hochdifferenzierte Muskulatur extensiv in allen Richtungen des Raumes gedreht werden. Sie nehmen wie Ruder aktiv an jeder Art von Drehung und sogar an der Propulsion des Körpers teil. Infolge der einzigartigen Gelenkung des Humerus sowohl mit der Scapula als auch mit dem Sternum (Nußgelenk) können die Flipper von *Inia* auch in extremen Stellungen effektiv arbeiten. *Inia geoffrensis* erhält dadurch eine besonders hohe Manövrierfähigkeit, welche in den flachen Gewässern des Amazonas-Systems von Vorteil sein dürfte.

## Acknowledgements

We are most grateful to Dr. P. J. H. van Bree, Amsterdam, for the suggestion of the present investigation and for the generous supply with material of the Cetacea. Dr. W. Gewalt is thanked for his kind help with material of *Inia geoffrensis* and the permission to take films in the Zoological Garden in Duisburg, Dr. D. Kock of the Forschungsinstitut Senckenberg in Frankfurt a. M. for making available a skeleton of *Inia geoffrensis*, and Mr. G. Behrmann, Bremerhaven, for valuable informations concerning the presence of the clavicle in *Pseudorca*. We are also much obliged to several members of the Dr. Senckenbergische Anatomie, Mr. S. Eckardt for the kind loan of material, Mr. H. L. Schneeberger for making the drawings, Mr. J. Herforth for the preparation of photos, and Mrs. U. Bremer and Ms. I. Giesendorf for technical assistance. Dr. W. K. Schwerdtfeger of the Max-Planck-Institut für Hirnforschung (Frankfurt am Main) is thanked for kindly reading the English manuscript.

## Abbreviations

| | |
|---|---|
| abd | Abduction |
| ,,acet" | ,,Acetabulum" (glenoid cavity of scapula + accessory joint cavity of sternum) |
| acr | Acromion |
| acr. marg. ligg | Acromiomarginal ligaments |
| add | Adduction |
| art. caps | Articular capsule of the shoulder joint |
| c | Center of head of humerus (in cranial view) |
| coll | Collagen fibers |
| comm. tub | Common tubercle of humerus |
| cor. acr. lig | Coracoacromial ligament |
| cor. marg. ligg | Coracomarginal ligaments |
| later. surf | Lateral surface of scapula |
| latiss | Latissimus dorsi muscle |
| levat. scap | Levator scapulae muscle |
| manub | Manubrium of sternum |
| marg. med | Margo vertebralis of scapula |
| marg. sup | Margo superior of scapula |
| mast. hum | Mastohumeralis muscle |
| omohyo | Omohyoideus muscle |
| out | Outward rotation |
| pec. maj | Pectoralis major muscle |
| pec. min | Pectoralis minor muscle |
| r 1,2,3 | Ribs 1,2,3 |
| radial b | Radial border of humerus |
| scap | Scapula |
| serrat | Serratus anterior muscle |
| spin | Spine of scapula |
| ster | Sternum |

| | | | |
|---|---|---|---|
| cor. proc | Coracoid process of scapula | ster. acr. lig | Sternoacromial ligament |
| cost. surf | Costal surface of scapula | ster. cav | Joint cavity of sternum |
| cran | Cranium | ster. glen. lig | Sternoglenoidal ligament |
| cran. proc | Cranial process of sternum | ster. hum. lig | Sternohumeral ligament |
| delt | Deltoideus muscle | ster. hum. mast | Sterno-humero-mastoideus complex |
| elast | Elastic fibers | ster. hyo | Sternohyoideus muscle |
| ext | Extension | ster. mast | Sternomastoideus muscle |
| flex | Flexion | sterneb. 1,2,3 | Sternebrae 1,2,3 of sternum |
| glen. cav | Glenoid cavity | ster. thyr | Sternothyroideus muscle |
| glen. hum. lig | Glenohumeral ligament | subdelt. bur | Subdeltoid bursa |
| glen. lig | Glenoid ligament | subscap | Subscapularis muscle |
| great. tub | Greater tubercle of humerus | subscap. bur | Subscapular bursa |
| hum | Humerus | supraspin | Supraspinatus muscle |
| hum. head | Head of Humerus | supraspin. fos | Supraspinatous fossa |
| hyo | Hyoid bone | synov. cav. | Synovial cavity |
| in | Inward rotation | ter. maj | Teres major muscle |
| infraspin | Infraspinatus muscle | ter. min | Teres minor muscle |
| infraspin. fos | Infraspinatous fossa of scapula | thor | Thorax |
| interos. membr | Interosseus membrane | thyr | Thyroid cartilage |
| later. proc | Lateral process of sternum | thyr. hyo | Thyrohyoideus muscle |
| | | trap | Trapezius muscle |
| | | ventr. proc | Ventral process of sternum |

## References


Nomina Anatomica. 4th ed. 10th Int. Congr. Anatomists, Tokyo 1975. Amsterdam-Oxford: Excerpta medica 1977.

Anthony, R. (1898): Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des Mammifères. Paris: Doin Edition. pp. 17–20.

Arvy, L. (1976): Some critical remarks on the subject of the cetacean 'girdles'. In: Investigations on Cetacea. Ed. by G. Pilleri. Bern. Vol. **7**, 179–186.

Arvy, L.; Pilleri, G. (1977): The sternum in Cetacea. In: Investigations on Cetacea. Ed. by G. Pilleri. Bern. Vol. **8**, 123–148.

*Beneden, P. J. van; Gervais, P. (1868–79): Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles. Paris: Bertrand Edition.

Braus, H. (1921): Anatomie des Menschen. Bd. 1: Bewegungsapparat. Berlin: J. Springer.

Bree, P. J. H. van; Trebbau, P. (1974): Sobre algunas anomalias del esqueleto de la Tonina de agua dulce, *Inia geoffrensis* (de Blainville, 1817 – Cetácea, Platanistidae). Bol. Acad. Ciencias Fis., Mat. y Nat. Caracas **33**, 3–9.

Fick, R. (1904): Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. Bd. 1. Anatomie der Gelenke. In: Handbuch der Anatomie des Menschen. Ed. by K. v. Bardeleben. Jena: G. Fischer.

Flower, W. H. (1869): Description of the skeleton of *Inia geoffrensis* and of the skull of *Pontoporia blainvillii*, with remarks on the systematic position of these animals in the order Cetacea. Trans. Zool. Soc. London **6**, 87–116.

— (1888): Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Leipzig: W. Engelmann.

Frick, H.; Leonhardt, H.; Starck, D. (1977): Allgemeine Anatomie, Spezielle Anatomie I. Taschenlehrbuch der gesamten Anatomie. Bd. 1. Stuttgart: G. Thieme.

Gewalt, W. (1975): Unternehmen Tonina. Duisburg: Zoo.

Gray, H. (1973): Anatomy of the Human Body. 29th ed. Ed. by Ch. M. Goss. Philadelphia: Lea and Febinger.

**Gray, J. (1936): Studies in animal locomotion. VI. The propulsive powers of the dolphin. J. exp. Biol. **13**, 192–199.

Herald, E. S.; Dempster, R. P. (1965): Meet "Whiskers". Aquarium Journal, San Francisco, **36**, 213–215; 236–237.

Horstmannshoff, M. (1975): Verhaltensbeobachtungen am Orinoko-Delphin im Duisburger Zoo. Staatsexamensarbeit, FB Biol., Duisburg.

Howell, A. B. (1927): Contribution to the anatomy of the chinese finless porpoise *Neomeris phocaenoides*. Proc. U. S. Nat. Mus. **70**, 1–43.

— (1930): Myology of the Narwhal (*Monodon monoceros*). Am. J. Anat. **46**, 187–215.

**Jardine, W. (1837): The natural history of the ordinary Cetacea or Whales. London: W. H. Lizars and S.; Dublin: W. Curry jr. and Co.

KLEINENBERG, S. E.; YABLOKOV, A. V.; BEL'KOVICH, B. M.; TARASEVICH, M. N. (1964): Beluga (*Delphinapterus leucas*) investigation of the species. Academia Nauk. Moskva (in Russ.), Transl.: Israel Program Scient. Transl., Jerusalem, 1969.
KLIMA, M. (1978): Comparison of early development of sternum and clavicle in Striped Dolphin and Humpback Whale. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo, **30**, 253–269.
KLIMA, M.; OELSCHLÄGER, H. A.; WÜNSCH, D. (1979): Der Bau des Schultergelenkes und die Bewegungen der Vorderextremität beim Amazonas-Delphin, *Inia geoffrensis*. 53. Hauptvers. d. Dt. Ges. f. Säugetierkunde e. V., Zürich 1979. (Kurzfassung des Vortrags).
KUNZE, A. (1912): Über die Brustflosse der Wale. Zool. Jb. (Anat. Ontog.) **32**, 577–651.
LAYNE, J. N. (1958): Observations on freshwater dolphins in the upper Amazon. J. Mammalogy **39**, 1–22.
LAYNE, J. N.; CALDWELL, D. K. (1964): Behavior of the Amazon Dolphin, *Inia geoffrensis* (Blainville), in captivity. Zoologica. N. Y. **49**, 81–111.
LEISEWITZ, W. (1921): Über ein Handskelett mit sechs Fingern bei dem Amazonas-Delphin (*Inia amazonica* Martius). Sitz. ber. Ges. Morph. Physiol. München **33**, 1–6.
LÖNNBERG, E. (1928): Some remarks on a skeleton of *Inia geoffrensis* Blainv. Arkiv för Zoologi **20** A, 1–3.
MIRANDA-RIBEIRO, A. DE (1943): *Inia geoffrensis* (Blainv.). Arq. Mus. Nacion., Rio de Janeiro, **37**, 23–58.
**MOORE, J. C. (1953): Distribution of marine mammals to Florida waters. Am. Midl. Nat. **49**, 117–158.
MURIE, T. (1873): On the organization of the Caaing Whale, *Globiocephala melaena*. Trans. Zool. Soc. London **8**, 235–301.
NORMAN, J. R.; FRASER, F. C. (1963): Riesenfische, Wale und Delphine. Hamburg u. Berlin: Parey.
PETERSEN, C. G. J. (1925): The motion of whales during swimming. Nature **116**, 327–329.
PILLERI, G.; GIHR, M. (1976): The manus of the Amazon dolphin, *Inia geoffrensis* (de Blainville, 1817) and remarks concerning socalled "Polydactyly". In: Investigations on Cetacea. Ed. by G. PILLERI. Bern. Vol. **7**, 129–137.
— (1977): Observations on the bolivian (*Inia boliviensis* d'Orbigny, 1834) and the amazonian *Bufeo* (*Inia geoffrensis* de Blainville, 1817) with description of a new subspecies (*Inia geoffrensis humboldtiana*). In: Investigations on Cetacea. Ed. by G. PILLERI. Bern. Vol. **8**, 11–76.
PILLERI, G.; GIHR, M.; PURVES, P. E.; ZBINDEN, K.; KRAUS, C. (1976): On the behaviour, bioacoustics, and functional morphology of the Indus River Dolphin (*Platanista indi* Blyth, 1859). In: Investigations on Cetacea. Ed. by G. PILLERI. Bern. Vol. **6**, 13–69.
PURVES, P. E.; PILLERI, G. (1978): The functional anatomy and general biology of *Pseudorca crassidens* (Owen) with a review of the hydrodynamics and acoustics in Cetacea. In: Investigations on Cetacea. Ed. by. G. PILLERI. Bern. Vol. **9**, 67–227.
RICE, D. W. (1977): A List of the Marine Mammals of the World. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-711, 1–15.
SCHULTE, H. W. VON; FOREST-SMITH, M. DE (1918): The external characters, skeletal muscles, and peripheral nerves of *Kogia breviceps* (Blainville). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **38**, 7–72.
SLIJPER, E. J. (1936): Die Cetaceen, vergleichend anatomisch und systematisch. s'Gravenhage: Nijhoff.
SMIRNOWSKI, B. N. (1928): Einige Daten zur Myologie der Delphine. Anat. Anz. **66**, 193–199.
SMITH, G. J. D.; BROWNE, K. W.; GASKIN, D. E. (1976): Functional myology of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.). Can. J. Zool. **54**, 716–729.
SOKOLOV, V. E.; RODIONOV, V. A (1974): Morphofunctional patterns of shoulder girdle muscles in the Black Sea dolphins. Zool. Zh **53**, 756–768 (In Russ., Engl. Summary).
STANNIUS, H. (1849): Beschreibung der Muskeln des Tümmlers (*Delphinus phocaena*). Müllers Archiv **1849**, 1–41.
STERLING, S. (1910 a): Badania nad budowa i funkcya konczyn przednych wielorybow uzebionych i bezzebnych. C. R. Soc. Sci. Varsovie **3**, 179–193.
— (1910 b): Beiträge zur Kenntnis der Muskulatur des Schultergürtels und der Vorderextremität bei Zahn- und Bartenwalen. Jenaische Z. Naturwiss. **46**, 667–679.
STRICKLER, T. L. (1978): Myology of the shoulder of *Pontoporia blainvillei*, including a review of the literature on shoulder morphology in the Cetacea. Am. J. Anat. **152**, 419–432.
TERRY, R. J. (1947): The Articulations. In: Morris' Human Anatomy. A complete systematic treatise. 10th ed. Ed. by J. P. SCHAEFFER. Philadelphia-Toronto: The Blakiston Company. pp. 266–376.
* cited after ARVY and PILLERI (1977).
** cited after LAYNE and CALDWELL (1964).

*Authors' address:* Prof. Dr. MILAN KLIMA, Dr. HELMUT A. OELSCHLÄGER, Dr. DIETRICH WÜNSCH, Anatomisches Institut der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, Theodor-Stern-Kai 7, D-6000 Frankfurt 70

# Age structure and sex ratio of the ringed seal Phoca (Pusa) hispida Schreber population in the Bothnian Bay, northern Baltic Sea

By E. Helle

*Department of Zoology, University of Oulu, Finland*

*Receipt of Ms. 2. 1. 1980*

## Abstract

Studied the age structure and sex ratio of the ringed seal [*Phoca (Pusa) hispida* Schreber] population in the Bothnian Bay, the northernmost part of the Baltic Sea, in 1972–79. The material consisted of 474 specimens captured from seal nets in October-November, and 64 specimens shot on ice in April–May.

The mean age of both the autumn and spring samples exceeded 10 years, the females being on average three years older than the males in the autumn material. The mean age of the catch rised 0.5–0.6 years per year during the study period in the autumn material. Life-table is presented separately for males and females. The average annual mortality rate over five-year periods differed only at the age of 11–15 years, when the mortality in the males exceeded that of the females. The mean life expectancy was high, for females 5.7 and for males 4.8 years at the age of 20 years, for instance. The oldest specimens were a 40-year-old male and a 37-year-old female. The proportion of males was 46.2%, although the sex ratio was dependent on age, the proportion being 56.3% males at 0–10 years, 54.3% at 11–20 years, and 31.8% over 20 years. The foetal sex ratio was 1:1. The ageing of the population promises a menaced future for the Baltic ringed seal, when the specimens born at the time of normal reproductivity (before the late 1960's) begin to be lost in a noticeable degree through natural mortality.

## Introduction

The Baltic seal populations have been subject to remarkable changes during a good decade. First, the hunting pressure has weakened sharply since 1967 (Helle 1979b). The annual catch in the northern Baltic was still 5400 on average in the mid-1960's (see Söderberg 1975; Tormosov and Rezvov 1978; Bounty statistics from the Ministry of Agriculture and Forestry, Finland), and even the onset of sexual maturity had fallen because of excessive hunting pressure (Söderberg 1978). Secondly, the ringed seal population has suffered from serious reproductory disturbances since the late 1960's (Helle 1975, 1978). Although sealing has been carried on commonly in earlier days, the basic information required for rational exploitation, i. e. age stucture, sex ratio, reproductive capacity, has scarcely been available for the Baltic Sea area.

The purpose of the present paper is to study the age structure and sex ratio of the ringed seal [*Phoca (Pusa) hispida* Schreber] (on the systematics see Burns and Fay 1970) in the Bothnian Bay, the northernmost part of the Gulf of Bothnia, in order to get a starting point in following the effects of above mentioned changes.

## Material and methods

The majority of the material comprises ringed seals captured from seal nets at Simo on the Bothnian Bay (65°35'N, 25°E) in October and November 1972–78. The seal nets were located at distances of 1.5–5 km from the coast in water of depth 5–10 metres. The mesh size of the nets was 60 or 80 cm when measured around. The seals drowned soon after becoming entangled in the nets, which were anchored tightly to the bottom. Details of trapping procedures have been described earlier (Helle 1979a).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4505-0310 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 310–317
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Ages were determined from a further 64 ringed seals shot on the ice of the northern Bothnian Bay in April–May in 1973–79.

The material in different years is presented in table 2.

Age determination was based on the layered structure of the canine teeth (Scheffer 1950; Laws 1952). It was generally determined from several points on the cementum, and only occasionally from the dentine. Ages are indicated here in full years, although in practice the seals caught in the spring were 1–3 months older than this and those caught in the autumn 6–8 months older.

Since the mating season of the ringed seal in the Bothnian Bay occurs in February–March (Olofsson 1933; Granlund 1975), the foetuses encountered were at 7–9 months of development by the trapping season and could thus easily be sexed.

One might imagine that, as in other net techniques, the mesh size of the seal net would lead to a pronounced under-representation of young specimens in the catch (see fig. 2), but this is not the case, as the average maximum girth of the ringed seal during its first autumn is already about 90 cm (Helle 1979a), well in excess of the mesh size. Some of the young animals may, of course, have escaped from the net by wriggling through it or turning back. Such disentanglings give rise to an obvious disarrangement of the net, and since relatively few cases of this were discovered, it may be concluded that the young age classes are absent for reasons other than the selectivity of the mesh size.

It seems possible that the under-representation of young age classes in the catch may be a consequence of the behaviour pattern of the ringed seal in late autumn. Trapping takes place just as the coastal waters are freezing, and the ringed seals leave the trapping waters for the outer sea, forced on by the ice margin, which is moving progressively further away from the shore. Under these circumstances the specimens caught tend to be those which will overwinter on the ice of the Bothnian Bay. The author is also of the opinion that these are sexually mature individuals, which will spend the mating season in this area in February–March. Thus the younger, immature seals may be absent, having migrated at an earlier stage to winter in easier ice conditions closer to the ice margin in more southern areas (see Granlund 1975).

## Results

### Age structure

#### *Autumn sample*

The age of the ringed seals captured was high, the mean exceeding ten years in every year (fig. 1), and the females being on average three years older than the males. The regression line for the mean age of the catch (fig. 1) shows this to have risen by 0.5 years per year in the males and 0.6 years per year in the females in 1972–78.

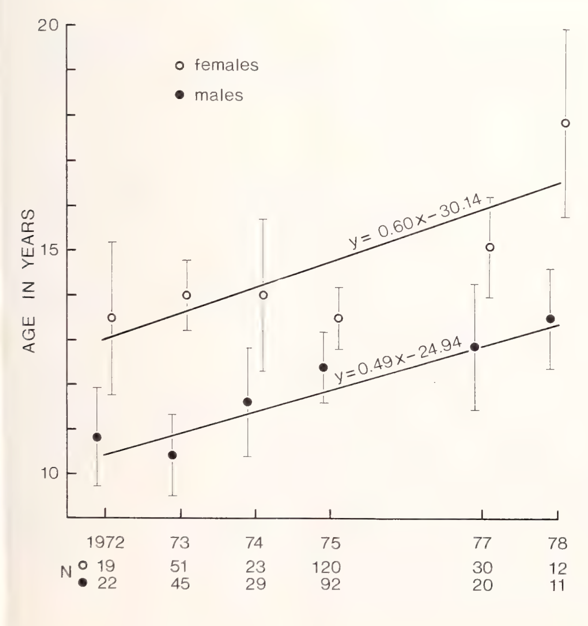



*Fig. 1.* Mean age (± S. E.) of ringed seals captured with seal nets in the Bothnian Bay in October-November in 1972–1978 (for females $r = 0.821$, $p<0.05$, and for males $r = 0.952$, $p<0.01$)

The distribution of the specimens into year classes is often uneven in samples like the present ones, and this has therefore been smoothed for further handling (fig. 2). The cubic regression equations are calculated for specimens born in 1966 or earlier. This was chosen as the limit of acceptance since 1. the first signs of reproductive failures, so common nowadays, were observed in 1967 (HELLE 1979b), and 2. hunting pressure decreased sharply after 1967 (Bounty statistics from the Ministry of Agriculture and Forestry, Finland), leading to the present declining phase in the ringed seal population.

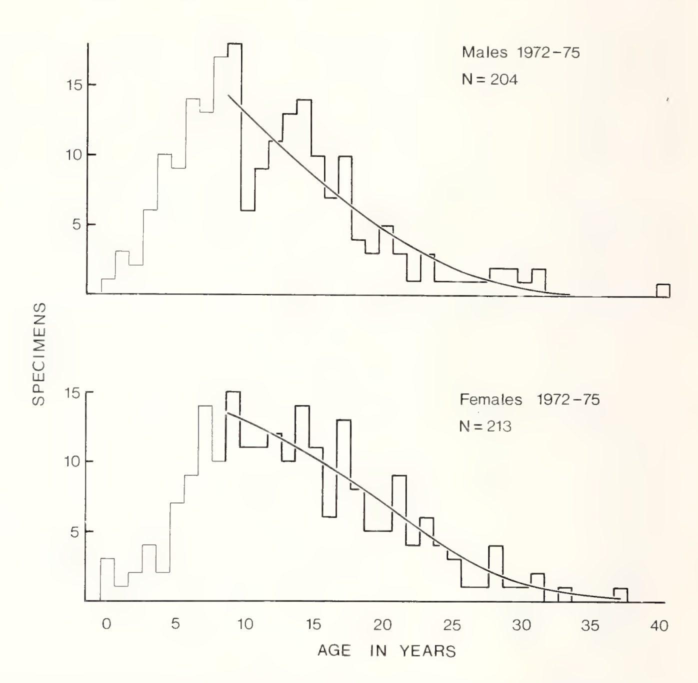



*Fig. 2.* Percentage distribution of ringed seals captured with seal nets by year classes in the Bothnian Bay in October-November, 1972–75. The regression for males older than eight years is of the form $y = 0.00015x^3 + 0.01233x^2 - 1.31042x + 24.66525$, and that for females of the same age $y = 0.00129x^3 - 0.07496x^2 + 0.73567x + 11.80408$.

Certain essential parameters in a population may be studied by means of a life-table. Because of the marked under-representation of young specimens in the present material, no adequate life-table can be composed directly from the age distribution in the catch. One may be built up, however, on the base of 1. the age structure of the seal stock of reproductive age and 2. the reproductive capacity. The present life-table (table 1) is composed using the age structure of the present study and the computed natural reproductive capacity of the species in the eastern Canadian arctic (see SMITH 1973).

Mortality during the first 10 years of life is about 84% in both the males and females in the present material. After that the annual mortality rate of the males exceeds that of the females in the 11–15 year age group, and the averages for the subsequent five-year periods progress in the following way:

The oldest ringed seal obtained was a 40-year-old male, and the oldest female was 37 years of age. 8.9% of the males and 17.8% of the females were over 20 years of age. The mean life expectancy was high: 10.9 years for females and 8.3 for males at 10 years of age, 5.7 and 4.8 years respectively at 20 years and 2.7 and 1.3 years at 30 years (table 1).

## Erratum

*Zeitschrift für Säugetierkunde Band 45 (1980) Heft 5*
Verlag Paul Parey

By a mistake in the paper "Age structure and sex ratio of the ringed seal *Phoca (Pusa) hispida* Schreber population in the Bothnian Bay, northern Baltic Sea" by E. HELLE, the following table:

| Age in years | Males | Females | t-test | p |
|---|---|---|---|---|
| 11–15 | 8.8 | 5.0 | 2.79 | <0.01 |
| 16–20 | 11.8 | 8.7 | 1.55 | >0.10 |
| 21–25 | 16.4 | 13.6 | 0.88 | >0.10 |
| 26–30 | 23.0 | 21.7 | 0.22 | >0.50 |

has been printed together with table 2 on p. 314. Correctly it should be placed on p. 312 before the last paragraph.

*Spring sample*

The age distribution of the spring catch is depicted in Fig. 3. The catch is composed of quite old specimens, with mean age over 10 years in every year except 1975. A marked increase in age seems to have taken place between 1975 and 1978, as the mean age in 1973–75 was 9.8 years, whereas that for 1978–79 had risen to 13.9 years ($t = 2.18$, $p < 0.05$).

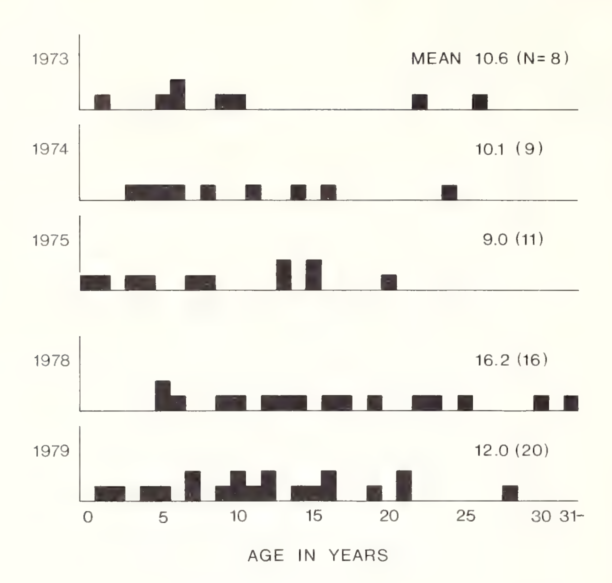



*Fig. 3.* Age distribution of ringed seals shot on the ice of the Bothnian Bay in April-May in 1973–1979.

## Sex ratio

The sex ratio in the net catch from Simo was 1:1 in the individual years (table 2). In the total material from 1972–78 the proportion of males, 46.2%, was nevertheless indicative of certain trend, and a more detail approach of the most representative annual catch (1975) reveals the sex ratio to be age-dependent. In periods of five years up to 20 years of age the sex ratio

*Table 2*

**Sex ratio of the ringed seal population in the Bothnian Bay in 1972–79**

| Sample | | Sample size | Males (%) | Chi square | p |
|---|---|---|---|---|---|
| Autumn | 1972 | 41 | 53.7 | 0.10 | >0.50 |
| | 1973 | 96 | 46.9 | 0.26 | >0.50 |
| | 1974 | 52 | 55.8 | 0.48 | >0.30 |
| | 1975 | 212 | 43.4 | 3.70 | <0.10 |
| | 1977 | 50 | 40.0 | 1.62 | >0.20 |
| | 1978 | 23 | 47.8 | 0.04 | >0.80 |
| Total | | 474 | 46.2 | 2.74 | <0.10 |
| Spring | 1973–79 | 64 | 50.0 | | |
| Foetuses | | | | | |
| Autumn | 1973–78 | 56 | 51.8 | 0.02 | >0.70 |

| Age in years | Males | Females | t-test | p |
|---|---|---|---|---|
| 11–15 | 8.8 | 5.0 | 2.79 | <0.01 |
| 16–20 | 11.8 | 8.7 | 1.55 | >0.10 |
| 21–25 | 16.4 | 13.6 | 0.88 | >0.10 |
| 26–30 | 23.0 | 21.7 | 0.22 | >0.50 |

remained statistically 1:1, but later on it was significantly predominated by females ($\chi^2 = 4.64$, $p < 0.05$). The sex ratio of the spring catch was even (n = 64), as was the case also within the foetuses in autumns 1973–78 (51.8% males, n = 56 in total).

## Discussion

Mortality rates of pinnipeds vary greatly, depending on the species concerned and the hunting pressure, for instance. Thus the polygamous grey seal (*Halichoerus grypus*) has an annual mortality rate of 40% in territorial males (over 10 years of age), but only 6.7% in females (HEWER 1964), and the pattern is similar in the American stock of the species (MANSFIELD and BECK 1977). A higher mortality in males is also found e. g. in the harbour seal (*Phoca vitulina*), with 29% for males of 5 years and older, compared with about 15% for females (BIGG 1969), and in the hooded seal (*Cystophora cristata*) in some areas (ØRITSLAND and BENJAMINSEN 1975). Annual mortality rates falling below 10% are encountered in the walrus (*Odobenus rosmarus*) (FEDOSEEV and GOLTZEV 1969), and the antarctic crabeater seal (*Lobodon carcinophagus*) and leopard seal (*Hydrurga leptonyx*) (ØRITSLAND 1970).

Mortality rates for the ringed seal are 15–17% in exploited populations in Canada (SMITH 1973) and about 20% in the Sea of Okhotsk (FEDOSEEV 1968), figures which are in excess of present results for the Bothnian Bay ringed seal. The present figures of a good 10% would agree with the mortality in slightly exploited or almost totally virgin populations, for the natural mortality in the Sea of Okhotsk is 11% (FEDOSEEV 1968), and has been calculated as 10% in an unexploited population in Canada (SMITH 1973).

The present mortality figures may nevertheless be slightly biased for ages of up to about 15 years because of the severe hunting pressure in the mid-1960's (see HELLE 1979b), which has led to low numbers of specimens of about 10 years of age in the present age distribution. The steep decrease in the hunting catch since 1967 (HELLE 1979b), on the other hand, is reflected in the higher survival rates among the older age classes. This and the lower reproductive capacity have caused the mean age of the catch to increase (figs. 1, 3; see NAZARENKO and TIMOSHENKO 1974, KAPEL 1975).

The present life-table (table 1) offers a starting point for following trends in the age structure of the ringed seal population in the Bothnian Bay. The main factor affecting this nowadays and likely to do so in the near future is the exceptionally low reproductivity of the females (HELLE 1978), whereas the catch from hunting and entanglement in fishing gear had diminished to about one hundred a year by 1975 (Bounty statistics from the Ministry of Agriculture and Forestry, Finland), and continues to decrease.

Members of the genus or subgenus *Pusa* (BURNS and FAY 1970) seem to be among the most longaevous species among the Pinnipedia. The oldest of all are the Baikal seal (*P. sibirica*), max. 56 years, and the Caspian seal (*P. caspica*), max. 50 years (EIBATOV 1976). The oldest ringed seal, 43 years, has been reported from Canada (MCLAREN 1958) and the maximum known lifespan of the Baltic ringed seal appears from the present relatively small material to be 40 years. It is worth noting that all these, excluding the Canadian ringed seal, live in fresh or brackish water and lack natural enemies, so that the direct effect of hunting pressure on the life-span might be of great importance.

A predominance of males within the new-born pups is reported in the case of the grey seal (e. g. BOYD and CAMPBELL 1971; MANSFIELD and BECK 1977) and the hooded seal (ØRITSLAND and BENJAMINSEN 1975), but the ratio is reversed by the first moult in the former species (BOYD and CAMPBELL 1971) and by the adult stage in the latter (ØRITSLAND and BENJAMINSEN 1975). The sex ratio of foetuses at about 7 months of age in the present study was 1:1, but it is not known whether the high mortality in the earlier foetal stages (see HELLE 1978) is directed equally towards males and females. The postnatal sex ratio of the ringed seals was even up to 20 years of age and became female-dominated thereafter through the

higher mortality of the males (table 1). This trend has also been shown recently in the harbour seal in Canada (Boulva and McLaren 1979). Sex ratios of 1:1 have been demonstrated earlier in the ringed seal in different stages of the life-span (foetuses: Smith 1973; pups: McLaren 1958; Smith 1973; adults: McLaren 1958; Fedoseev 1964; Smith 1973).

The ageing of the ringed seal population in the Bothnian Bay thus leads towards female dominance, but does not increase the productivity of the population, as reproductive disturbances increase with increasing maternal age. This is alarming as regards the future of the population, as it will reduce the stock and lead to a crash in numbers at a point when the seals born at the time of normal reproductivity (before the years 1967–68, Helle 1978) begin to be lost through natural mortality. There are signs that this may also concern the grey seal in the Bothnian Bay and both of these species in areas further south in the Baltic (Helle et al. 1976). Against this background it is evident that the Baltic seals are in need of effective protection measures.

## Acknowledgements

I am grateful to Prof. Erkki Pulliainen and Assoc. Prof. Seppo Sulkava for their critical reading of the manuscript and their valuable suggestions for its improvement. Technical assistence from number of seal hunters is warmely acknowledged, from Mssers. Antti, Paavo and Pentti Hepola and Juhani and Tauno Hietala in obtaining the autumn material, and from Mssers. Jorma and Jouko Vierimaa for the spring sample. Mr. Malcolm Hicks, M. A., kindly revised the language of the manuscript.

The work was financed by the Finnish Cultural Foundation and the National Research Council for Sciences, Finland.

## Zusammenfassung

*Die Alters- und Geschlechtsstruktur des Ringelrobbenbestandes Phoca (Pusa) hispida Schreber im Bottnischen Meerbusen, nördliche Ostsee*

Das Material umfaßt insgesamt 538 Ringelrobben: 474 in Simo, im Innersten des nördlichen Teils des Bottnischen Meerbusens im Oktober–November in den Jahren 1972–78 mit Robbennetzen gefangene sowie 64 im mittleren Teil des nördlichen Bottnischen Meersbusens im April–Mai in den Jahren 1973–79 geschossene Individuen. Beim Herbstfang wurde in 56 Weibchen ein Embryo gefunden.

Das durchschnittliche Alter sowohl der Herbst- als auch der Frühjahrsprobe überschritt 10 Jahre. In der Herbstprobe waren die weiblichen Tiere im Durchschnitt 3 Jahre älter als die männlichen. Bei der Herbstbeute, die Jahr für Jahr mit denselben Netzen an denselben Stellen gefangen wurde, stieg das durchschnittliche Alter während der Untersuchungsperiode um 0,5–0,6 Jahre im Jahr. Zwischen den Geschlechtern wurde ein Unterschied in der Sterblichkeit nur bei 11–15 Jahre alten Individuen festgestellt, wobei die jährliche Sterblichkeit bei den männlichen Tieren durchschnittlich 8,8% und bei den weiblichen 5,0% war. Die ältesten Ringelrobben des Materials waren ein 40-jähriges männliches und ein 36-jähriges weibliches Tier. Die Langlebigkeit wird auch durch die zu erwartende Lebenszeit gekennzeichnet: bei 10-jährigen Weibchen 10,9 Jahre und bei männlichen Ringelrobben 8,3 Jahre sowie bei 30-jährigen entsprechend 2,7 und 1,3 Jahre. Das Geschlechtsverhältnis der Embryonen war 1:1 (männliche Tiere 51,8%). Bei den Erwachsenen war das Verhältnis bis zum 20. Lebensjahr gleich groß; danach änderte es sich zu Gunsten der Weibchen.

Die Zukunft des Ringelrobbenbestandes im nördlichen Teil des Bottnischen Meerbusens ist alarmierend: der Bestand wird alt, aber gleichzeitig werden mit den Jahren allgemein werdende Zuwachsstörungen immer öfter angetroffen. Dies kann zum Zusammenbruch in der Phase führen, wo die durch den normalen Zuwachs (vor dem Ende der 60er Jahre des 20. Jahrhunderts) geborenen Individuen in hohem Grad durch die natürliche Sterblichkeit abgehen.

## References

Bigg, M. A. (1969): The harbour seal in British Columia. Bull. Fish. Res. Board Can. **172**, 1–33.

Boulva, J.; McLaren, I. A. (1979): Biology of the harbor seal, *Phoca vitulina*, in Eastern Canada. Bull. Fish. Res. Board Can. **200**, 1–24.

Boyd, J. M.; Campbell, R. N. (1971): The grey seal (*Halichoerus grypus*) at North Rona, 1959 to 1968. J. Zool. Lond. **164**, 469–512.

Burns, J. J.; Fay, F. H. (1970): Comparative morphology of the skull of the Ribbon seal, *Histriophoca fasciata*, with remarks on systematics of Phocidae. J. Zool. Lond. **161**, 363–394.

Eibatov, T. M. (1976): Natural life span in *Phoca caspica*. (In Russian with English summary.) Zool. Zhur. **55**, 1893–1896.

FEDOSEEV, G. A. (1964): Vosrastno-polovoj sostav pobojek ohotskoj koljtšatoj nerpy (*Phoca hispida ochotensis* Pall.) kak pokazetelj vozrastnoj structury populatsii. Morkije mlekopitajuštšije, 1964, 105–112.
— (1968): Determination of abundance and grounds for establishing the catch quota for ringed seals in the Sea of Okhotsk. (In Russian with English summary.) Lastonogije severnoj tsast i Tihogo okeana, 180–188.
FEDOSEEV, G. A.; GOLTZEV, V. N. (1969): Age-sexual structure and ability of reproduction in the Pacific walrus population. (In Russian with English summary.) Zool. Zhur. **48**, 407–413.
GRANLUND, E. (1975): Sälar i Bottniska viken. Österbotten, Ostrobothnia Australis **31**, 57–74.
HELLE, E. (1975): On the biology of the ringed seal *Pusa hispida* in the Bothnian Bay. Proc. Symposium on the Seal in the Baltic, 1974. National Swedish Environment Protection Board, PM **591**, 38–42.
— (1978): On the reproductive success in the Bothnian Bay population of the ringed seal and future prospects for the species. Proc. Symposium on the Conservation of Baltic Seals, 1977. Finnish Game Res. **37**, 32–35.
HELLE, E. (1979a): Growth and size of the ringed seal [*Phoca (Pusa) hispida* Schreber] in the Bothnian Bay, Baltic. Z. Säugetierkunde **44**, 208–220.
— (1979b): Structure and numbers of seal populations in the northern Baltic Sea: a study based on Finnish bounty statistics, 1956–75. Aquilo, Ser. Zool. **19** (in press).
HELLE, E.; OLSSON, M.; JENSEN, S. (1976): High frequencies of pathological changes in seal uteri correlated with PCB levels. Ambio **5**, 261–263.
HEWER, H. R. (1964): The determination of age, sexual maturity, longevity and a life-table in the grey seal (*Halichoerus grypus*). Proc. Zool. Soc. Lond. **142**, 593–624.
KAPEL, F. O. (1975): Age analyses and catch of the harp seal in Northwest Greenland, 1953–72. ICNAF Res. Bull. **11**, 93–106.
LAWS, R. M. (1952): A new method of age determination for mammals. Nature (Lond.) **169**, 972–973.
MANSFIELD, A. W.; BECK, B. (1977): The grey seal in eastern Canada. Fisheries and Marine Service, Techn. Rep. **704**, 1–81.
MCLAREN, I. A. (1958): The biology of the ringed seal (*Phoca hispida* Schreber) in the Eastern Canadian Arctic. Bull. Fish Res. Board Can. **118**, 1–97.
NAZARENKO, Y. I.; TIMOSHENKO, K. (1974): Age structure and sex ratio in the White Sea population of *Pagophila groenlandica* as an index of efficiency of protective measures. (In Russian with English summary.) Zool. Zhur. **53**, 256–262.
OLOFSSON, O. (1933): Om vikarsälens, *Phoca hispida annelata,* storlek och föda. Fauna och Flora **28**, 17–28.
ØRITSLAND, T. (1970): Biology and population dynamics of Antarctic seals. In: Antarctic Ecology. (Ed. by M. W. HOLDGATE). London and New York: Academic Press. Vol. 1, 361–366.
ØRITSLAND, T.; BENJAMINSEN, T. (1975): Sex ratio, age composition and mortality of hooded seals at Newfoundland. ICNAF Res. Bull. **11**, 135–143.
QUICK, H. F. (1963): Animal population analysis. In: Wildlife Investigational Techniques. (Ed. by H. S. MOSBY). Michigan: Wildlife Society. 2nd ed., 190–228.
SCHEFFER, V. B. (1950): Growth layers on the teeth of Pinnipedia as an indicator of age. Science **112**, 309–311.
SMITH, T. G. (1973): Population dynamics of the ringed seal in the Canadian eastern Arctic. Bull. Fish. Res. Board Can. **181**, 1–55.
SÖDERBERG, S. (1975): Sealhunting in Sweden. Proc. Symposium on the Seal in the Baltic, 1974. National Swedish Environment Protection Board, PM **591**, 104–116.
— (1978): Falling age at sexual maturity in Baltic seals. Proc. Symposium on the Conservation of Baltic Seals, 1977. Finnish Game Res. **37**, 27–31.
TORMOSOV, D. D.; REZVOV, G. V. (1978): Information on the distribution, number and feeding habits of the ringed and grey seals in the Gulfs of Finland and Riga in the Baltic Sea. Proc. Symposium on the Conservation of Baltic Seals, 1977. Finnish Game Res. **37**, 14–17.

*Author's address:* EERO HELLE, Department of Zoology, University of Oulu, SF-90100 Oulu 10

# BUCHBESPRECHUNGEN

NIIMIK, K.; MATSUOKA, H.: **Thalamocortical Organization of the Auditory System in the Cat.** Studies by Retrograde Axonal Transport of Horseradish Peroxidase. Advances in Anat. Embryol. and Cell Biology **57.** Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1979. 56 pp., 30 fig., 1 tab. DM 35,–.

Die Verbindung des letzten, subkortikalen Gebietes der Hörbahn im Corpus geniculatum mediale mit der Rinde des Großhirns beim Säugetier sind durch mannigfache Untersuchungen mit Degenerationsmethoden (Marchi) und durch elektrophysiologische Untersuchungen gut bekannt. Eine erhebliche Verfeinerung der Ergebnisse war mit Hilfe des retrograden Axon-Transportes von Meerrettich-Peroxydase nach Injektion in die Perikaryen zu erwarten. Die Auswertung der Versuche an 45 Katzen ergab, daß neben den beiden akustischen Hauptzentren (A I und A II) in der Regio ectosylvia mindestens 5 weitere Areale, die an A I, II angrenzen, einschließlich der Inselregion, Afferenzen des akustischen Systems erhalten. Einige Fasern aus dem Pulvinar und aus den ventralen, lateralen und intralaminären Thalamuskernen lassen sich zur Regio extosylvia posterior, suprasylvia und zur Inselrinde nachweisen. Die reich bebilderte und hervorragend ausgestattete Abhandlung dürfte vor allem für den spezialisierten Hirnforscher von Wert sein. D. STARCK, Frankfurt/M.

HERTER, K.: **Begegnungen mit Menschen und Tieren.** Erinnerungen eines Zoologen 1891–1978. Berlin–München: Duncker & Humblot1979. 598 S., 206 Abb., DM 48,–.

KONRAD HERTER, der vielseitig erfolgreiche Zoologe alter Berliner Schule, wird von Säugetierforschern nicht nur wegen vieler wichtiger Arbeiten über Säugetiere geschätzt, er ist den Mitgliedern der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde auch als langjähriges Mitglied vertraut. Er erfreut sich besonderer Wertschätzung; allseitig ist er als eine hilfsbereite, äußerst warmherzige Persönlichkeit beliebt. HERTER hat jetzt ein sehr persönlich gehaltenes Erinnerungsbuch veröffentlicht, welches von seinem Lebensweg und den Menschen und Tieren, mit denen er während eines langen Lebens zusammenkam, Kunde gibt. Aber dies Buch ist mehr. HERTER wurde 1891 in Berlin als Sohn des Bildhauers Professor ERNST HERTER geboren, und er blieb Berlin stets sehr eng verbunden. So gibt das Buch nicht nur Einblicke in den familiären Lebensablauf, sondern darüber hinaus wird ein sehr eindrucksvolles Bild vom Leben in Berlin vermittelt, von den Bürgern in der Glanzzeit dieser Stadt, vom Leben während des Niederganges und in Zeiten des schweren Wiederaufbaus. Es wird spürbar, wie stark das Leben eines Einzelnen mit solcher Entwicklung verflochten ist. W. HERRE, Kiel

PIRCHNER, F.: **Populationsgenetik in der Tierzucht.** 2., neubearb. und erweit. Aufl. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1979. 336 S., 49 Abb., 92 Tab., DM 98,–. ISBN 3-490-15415-0.

Wie schon in der Besprechung der 1964 erschienenen Erstauflage in dieser Zeitschrift (Bd. 30, 1965, S. 383–384) hervorgehoben, stellt das Buch Anschauungen und Methoden der Populationsgenetik allgemein verständlich dar. Die Populationsgenetik untersucht „. . . die Häufigkeit von Genen und Genotypen einer Population sowie die Regeln ihrer Änderungen“. Sie ist damit nicht nur für die Tierzucht, sondern auch für die Bewertung von Merkmalen in Phylogenetik und Systematik eine wichtige Grundlage.

Die Neuauflage ist erheblich erweitert und ergänzt, wie aus der um etwa 50% vermehrten Seitenzahl und der Tatsache hervorgeht, daß das Schriftenverzeichnis mehr neue als alte Zitate der Erstauflage enthält. Eine Fülle von Rechenmodellen und Parametern zur quantitativen Kennzeichnung populationsgenetischer Effekte sind entwickelt worden, etwa zur Schätzung von Gendrift, des Inzuchtsgrades, des genetischen und umweltbedingten Anteils von Merkmalsausprägungen. Diese Methoden werden durch zahlreiche Anwendungsbeispiele aus der Literatur illustriert.

Der Inhalt wäre weit besser zugänglich, wären die verwendeten Definitionen sorgfältiger gefaßt, die Termini einheitlicher verwendet, die Tabellen ausführlicher erklärt und die mathematischen Symbole zusammenfassend erläutert. Trotz dieser Nachteile stellt das Buch insgesamt eine begrüßenswerte Hilfe bei der Bearbeitung populationsdynamischer Fragen dar. Es ist eine wahre Fundgrube, die dem Finder allerdings einiges Suchen abverlangt. J. NIETHAMMER, Bonn

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4505-0318 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 318–320
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

ALTENBACH, J.S.: **Locomotor Morphology of the Vampire Bat, Desmodus rotundus.** Albuquerque 1979. Spec. Publ. 6, The American Society of Mammalogists. 137 S., 49 Abb., 1 Taf., $ 10.00.

Der Bewegungsapparat der Microchiropteren ist aus nur wenigen umfangreicheren Arbeiten spärlich bekannt. Die vorliegende Monographie beschäftigt sich ausführlich mit dem Bau und der Funktion der Vorderextremität der gemeinen Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*); sie ist in fünf Kapitel unterteilt.

Nach Hinweisen auf Material und Methoden beschäftigt sich der Autor im zweiten Abschnitt des Buches mit den typischen Bewegungsmustern der Vampirfledermaus. Dabei wird die Körperhaltung beim Hängen oder Stehen genauso detailliert geschildert, wie der Ablauf der Bewegungen beim Klettern, Laufen, Hüpfen, Springen und Fliegen. Die beiden folgenden Kapitel behandeln die Anatomie der Vorderextremität. Zuerst werden die knöchernen Elemente des Brustkorbes, des Schultergürtels, des Armes und der Hand sowie deren Gelenkungen beschrieben. Es folgt eine Untersuchung der Muskulatur dieser Körperregion. Die Muskeln werden einzeln abgehandelt, wobei neben Angaben über ihre Lage und Funktion auch Hinweise auf die Verhältnisse bei anderen Microchiropteren gegeben werden. Die Funktion einzelner Muskeln wird durch Elektromyogramme veranschaulicht.

In der Diskussion am Schluß des Buches werden die Untersuchungsergebnisse zusammengefaßt und mit Blick auf die hochspezialisierte Lebensweise der Vampirfledermaus interpretiert.

Die Abbildungen – Fotografien und Zeichnungen – tragen viel zum Verständnis des Textes bei. Dieses Buch wird im wesentlichen Fachleute interessieren, die sich mit funktioneller Anatomie des Bewegungsapparates beschäftigen. EVELYN SCHLOSSER, Hamburg

FLEISCHER, G.: **Evolutionary principles of the Mammalian Middle Ear.** Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology. Vol. 55, Part 5. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1978. 73 pp., 25 figs., DM 45,–.

Der Autor hat seit Jahren in originellen und überaus sorgfältigen Arbeiten Bau und physikalische Eigenschaften des Mittelohres in allen Ordnungen der Säugetiere (über 300 Arten) untersucht und konnte neue und überzeugende Schlüsse auf Funktion und Stammesgeschichte ziehen. Die Resultate dieser Bemühungen werden jetzt in einer vorbildlichen zusammenfassenden Abhandlung vorgelegt. Über die Klärung offener Probleme hinaus ist diese Abhandlung zugleich ein außerordentlich wichtiger Beleg für Wert und Aussagekraft vergleichender Methodik, wenn diese auf sorgfältiger, kritischer Analyse und ausreichender Materialbasis beruht. Besonderes Gewicht bekommen die Ergebnisse durch die gleichzeitig durchgeführten subtilen, quantitativen Untersuchungen über die physikalischen Eigenschaften der einzelnen Bauelemente und die stete Berücksichtigung von Lebensweise und Verhalten.

Die funktionelle Bedeutung des Hammer-Amboß-Komplexes, der allein den Säugern zukommt, findet erstmals eine funktionelle Erklärung, wie die Sonderspezialisierung von Chiropteren und Cetaceen (empfindlich für hohe Frequenzen) oder von Nagern und Wüstentieren (niedere Frequenzen). Die Arbeit ist zugleich ein wesentlicher Beitrag zur Diskussion des Problems der Beziehung zwischen Form und Funktion. D. STARCK, Frankfurt/M.

EISENBERG, J.F. (ed.): **Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics.** Washington D.C.: Smithsonian Institution Press 1979. 271 S., US $ 17.50 geb.; US $ 8,95 ungeb.

Das Buch enthält 17 Beiträge verschiedener Autoren über Projekte des Smithsonian Instituts zur Wirbeltierökologie in Panama und Venezuela; 12 Beiträge sind Säugetieren gewidmet. Wegen der Verschiedenartigkeit der Arbeiten erfolgte eine Gliederung in 7 Sektionen. Sektion 1: Habitats and Distribution Patterns; Vegetation, Biotopbeschreibungen, Tiergeographische Analyse der Säugetierfauna von Venezuela. Sektion 2: The Edentata and Marsupialia; Untergattungen und Arten der Gattung *Dasypus,* neue Artbeschreibungen der Gattung *Marmosa,* Ökologie von Didelphidae in Nord-Venezuela. Sektion 3: The Primates; neue Nachweise von *Ateles belzebuth hybridus* aus Nord-Venezuela, Geschlechtsdimorphismus bei *Alouatta seniculus* sowie Fangmethoden, Populationsdynamik und soziale Verhaltensweisen einer Population von *Alouatta seniculus* in Venezuela, Entwicklung von Verhaltensweisen bei einer Population von *Alouatta seniculus,* Bedeutung des Waschens mit Harn bei *Cebus nigrivittatus.* Sektion 4: Bats, Carnivores and Rodents; Alarmrufe bei *Artibeus jamaicensis* – Ökologie und Phylogenie, Beobachtungen zum Verhalten und zur Ökologie von *Cerdocyon thous;* quantitative Erhebungen zur Reproduktion bei Caviomorpha. Sektion 5: A Comparison of Llanos and Rainforest Mammal Faunas; Vergleich zweier Biotope in Venezuela – Besiedlungsdichte, Verteilung und Produktivität der Säugetiere.

Die restlichen Beiträge sind Reptilien und Vögeln gewidmet. Insgesamt enthält das Buch für den jeweiligen Fachmann eine Menge von Daten und Informationen. M. RÖHRS, Hannover

Krall, P.: **Der gesunde und der kranke Hund.** 10., neubearb. Aufl. des Buches von G. Müller u. R. Reinhardt: Der kranke Hund. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1979. 146 S., 42 Abb. im Text und auf 8 Tafeln, Ln. DM 29,80. ISBN 3-490-14011-7

Wenn ein Buch in der 10. Auflage erscheinen kann, ist dies ein Zeichen dafür, daß es gut und brauchbar ist. Haltung, Ernährung und Pflege eines Hundes sind eingehend dargestellt, Kennzeichen von Kranksein und Hinweise auf die wichtigsten Krankheiten folgen. Ein Hundehalter wird befähigt, vorbeugende und erste Maßnahmen zu leisten, er wird aber auch angehalten, keine Kurpfuscherei zu versuchen, sondern den Tierarzt rechtzeitig aufzusuchen.

W. Herre, Kiel

Siewing, R. (Hrsg.): **Ontogenese und Phylogenese.** Erlanger Symposion für Strukturanalyse und Evolutionsforschung, 3.–6. Okt. 1977. Beiheft 1, Zeitschrift f. zoolog. Systematik und Evolutionsforschung. Hamburg u. Berlin: Paul Parey 1979. 193 S., 63 Abb., 5 Tab., DM 56,–.

Das Problem der Beziehung zwischen Ontogenese und Phylogenese war lange Zeit hindurch durch vorzeitige Theorienbildung bei noch unzureichender Basis belastet, die Diskussion kontrovers. Die Spezialisierung der Embryologie in eine morphologisch und eine physiologisch ausgerichtete Forschungsrichtung trug erheblich zur Divergenz der Meinungen bei. Da auf allen beteiligten Gebieten in den letzten 20 Jahren die Befundbasis erheblich verbreitert wurde, zugleich aber auch die Wissenschaftstheorie es ermöglichte, Hypothesen- und Theorienbildung kritisch und methodisch nüchtern zu beurteilen, und die Grenzen des der Erkenntnis Zugänglichen zu beurteilen, schien der Versuch zu einer erneuten Bestandsaufnahme angebracht.

Im vorliegenden Band behandeln 15 Embryologen Teilaspekte der vergleichenden Embryologie (Furchung: Siewing; Determination: Fischer; Homologie von Induktoren: Traut; Gastrulation: Ortmann, Fioroni, Weygoldt; Coelom, Mesodermbildung: Clark, Dohle, Kohler; Metamorphose: Bückmann, Müller, Hasenfuss.). Die Erlanger Gespräche sind ein ermutigender Anfang, geeignet das interdisziplinäre Verständnis zu fördern und zu einer Synthese auf evolutionsbiologischer Basis voranzukommen.

D. Starck, Frankfurt/M.

Dolezol, Th.: **Adam zeugte Adam.** Wien und München: Meyster Verlag 1979. 344 S., DM 38,–.

Es fehlt derzeit nicht an Neuerscheinungen zu Fragen der Evolutionsbiologie, besonders zur Anthropogenie, die sich an ein breites Publikum wenden. Das vorliegende Buch zeichnet sich durch eine Reihe von Vorzügen aus. Der Autor verfügt offensichtlich über eine breite Wissensgrundlage, die es ihm ermöglicht, einige Meinungen vorzutragen und zu begründen und sein Thema in gut lesbarer Form darzustellen. Die Grenzen zwischen wissenschaftlich abgesicherten Erkenntnissen, Hypothesen und Spekulation bleiben stets erkennbar, auch wenn dem Referenten zunächst bei der Lektüre des Klappentextes Bedenken kamen. Ein Vorzug des Buches liegt in der Konzeption, für die einzelnen Teilkapitel die historische Entwicklung unserer Erkenntnisse sorgfältig darzustellen und zu analysieren; denn Verständnis für ein Problem setzt Einsicht in dessen Geschichte voraus. So ist das Werk, neben seinem Hauptanliegen, zugleich eine nützliche Einführung in die Geschichte naturwissenschaftlichen Denkens. Ausgehend von den Mythen zur Weltschöpfung über griechische Philosophie, Empirismus, Aufklärung bis zum Aufkommen moderner Evolutionstheorien wird das Werden des naturwissenschaftlichen Weltbildes als ein Prozeß mit zahllosen Nebenwegen und Sackgassen fesselnd dargestellt.

Ein Hauptanliegen des Buches ist der Versuch, das Nachwirken alter Denkmuster, bis zu den Zeiten mythologischen Bilddenkens r vermißt der Referent einen Hinweis auf die grundlegenden Arbeiten von Ernst Topitsch. Der dritte umfangreiche Hauptteil des Buches behandelt sehr ausführlich die Geschichte der Praehistorie. Es zeugt für die Einsicht des Verfassers, wenn er, offenbar ohne Kenntnis einiger einschlägiger neuerer Arbeiten, durchaus in der Lage ist, wohlbegründete Kritik an manchen, oft nachgesprochenen Hypothesen zu entwickeln, z. B. an der Fetalisationslehre oder an Versuchen, mittels Computer-Simulationen der Atemwege die Sprachfähigkeit fossiler Hominiden zu widerlegen. Einwände sind allerdings gegen die simplifizierende Darstellung der Hirnevolution vorzubringen, wenn etwa die absoluten Hirngewichte direkt verglichen werden, ohne Berücksichtigung des Faktors „absolute Körpergröße" und ohne Beachtung der Ergebnisse der Allometrieforschung. Offenbar ist dem Autor hier ein sehr umfangreiches Schrifttum völlig entgangen (s. S. 246: „Leider habe ich keine Statistiken über die allgemeine Hirnentwicklung in den Säugetierstämmen finden können . . ."), doch wird der Wert des anregenden und originellen Buches durch die wenigen Mängel, die sich in einer Neuauflage leicht beseitigen ließen, kaum beeinträchtigt. Die Ausstattung des Buches ist ausgezeichnet.

D. Starck, Frankfurt/M.

# Lehrbuch der Schafzucht

Von Prof. Dr. HEINRICH BEHRENS, Prof. Dr. HERBERT DOEHNER, Dr. REINHARD SCHEELJE und Prof. Dr. RUDOLF WASSMUTH. Redaktion: Prof. Dr. RUDOLF WASSMUTH. 5., neubearbeitete Auflage. 1979. 368 Seiten, 51 Tabellen, 182 Abbildungen im Text und auf 5 Tafeln. Kunstdruckpapier. Kartoniert 28,– DM

## Inhaltsübersicht

**1. Die Bedeutung des Schafes und seine Leistungen.** Die Schafbestände in der Welt und ihre Produktion – Die Schafhaltung in der Europäischen Gemeinschaft und in der Bundesrepublik Deutschland – Die Fruchtbarkeit – Die Fleischleistung – Die Wolleistung – Die Milchleistung – Produktion von Häuten und Fellen – Der Schafdung – Landschaftspflege

**2. Die Grundlagen der Schafhaltung.** Haltungsformen standortgebundener Schafherden – Wanderschafhaltung – Hütehaltung – Koppelschafhaltung – Stallhaltung – Deckzeit, Lammzeit, Schurzeit – Die Geburt des Schafes – Kastration – Kupieren – Das Schlachten – Altersbestimmung

**3. Schafrassen.** Die Abstammung des Schafes und die Entstehung der Schafrassen – Die Schafrassen in der Welt – Die deutschen Schafrassen

**4. Die Zucht des Schafes.** Grundlagen der Vererbungslehre – Die Aufstellung von Zuchtzielen – Hilfsmittel der züchterischen Arbeit – Die Zuchtwahl – Zuchtmethoden

**5. Die Fütterung der Schafe.** Grundlagen der Fütterungslehre – Fütterungstechnik

**6. Die Wirtschaftlichkeit der Schafhaltung.** Stallhaltung – Koppelhaltung

**7. Krankheiten.** Infektionskrankheiten – Parasitäre Krankheiten – Organkrankheiten – Mangel- und Stoffwechselkrankheiten – Unfruchtbarkeit – Vergiftungen – Hygiene

**8. Gesetzliche Bestimmungen und deren Anwendung in der Praxis.** Futtermittelgesetz – Tierzuchtgesetzgebung – Viehverkauf und Verwertung – Tierkörperbeseitigung – Weidegesetz, Wanderschafverkehr – Naturschutzgesetz – Viehseuchengesetz, Tierschutzgesetz, Tierseuchengesetz

**9. Staatliche Förderung der Schafzucht, Zuchtorganisation und Selbsthilfeorganisationen.** Literatur, Sachregister

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

---

*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 198.— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 36,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

## 13. Kongreß der Deutschen Veterinärmedizinischen Gesellschaft

In Bad Nauheim vom 5.–7. April 1979. Leitthemen: 1. Krankheiten der Neugeborenen. 2. Aktuelles aus der veterinärmedizinischen Forschung. Heft 30 der Schriftenreihe „Fortschritte der Veterinärmedizin – Advances in Veterinary Medicine", Beihefte zum Zentralblatt für Veterinärmedizin. 1980. 272 Seiten mit 108 Abbildungen und 55 Tabellen. Kartoniert 68,– DM

## Futtermittelrecht

mit einschlägigen Bestimmungen, Bundesgesetzen, Verordnungen, Erlassen und Recht der Europäischen Gemeinschaften. Textsammlung mit Begründungen und Erläuterungen. Loseblattsammlung mit Sammelordner. Herausgeber: Min.-Rat Dr. Hans J. Entel, Reg.-Dir. Dr. Norman Förster, Reg.-Dir. Elisabeth Hinckers, Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. 1970/1980. Grundwerk mit z. Z. 11 Ergänzungslieferungen. In zwei Sammelordnern 298,– DM

## Geburtshilfliche Untersuchung eines Färsenvornutzungsversuches

Unter besonderer Berücksichtigung der dexamethasoninduzierten Geburt und der Bestimmung der Sexualhormone Östrogen und Progesteron. Von Dr. Thomas Steidl. Heft 42 der „Gießener Schriftenreihe Tierzucht und Haustiergenetik". 1979. IV, 88 Seiten mit 18 Abbildungen und 12 Tabellen. Kartoniert 20,– DM

Die Färsenvornutzung kann einen nützlichen Beitrag zur Deckung des weltweit wachsenden Bedarfs an Eiweiß tierischer Herkunft leisten. Denn mit einem relativ geringen Aufwand an pflanzlichem Protein läßt sich ein hoher Ertrag an tierischem Eiweiß erzielen, wenn Färsen so zeitig belegt werden, daß Abkalbung und anschließende Verwertung von Mutter und Kalb in einem möglichst frühen Lebensalter erfolgen.
Die vorliegende Arbeit zeigt, auf welchen Wegen sich der Erstbelegungszeitpunkt bestimmen läßt. Seine Wahl ist nicht unproblematisch, weil die Kosten von Aufzucht und Mast für einen frühen Termin sprechen, die Notwendigkeit, ein genügend ausgewachsenes und entwickeltes Muttertier abkalben zu lassen, dagegen eine möglichst späte Belegung empfiehlt. Den Ausschlag gibt der Zeitpunkt des geringsten Geburtsrisikos, der sich durch gynäkologische und geburtshilfliche Untersuchungen und durch radioimmunologische Bestimmung von Plasmaöstrogen- und Plasmaprogesteron-Konzentrationen ermitteln läßt. Darüber hinaus werden auch Möglichkeiten gezeigt, die Geburt von einem gewissen Trächtigkeitsstadium an mit Kortikosteroiden vorzeitig auszulösen.
Als Beitrag zu neuen Biotechniken in der Tierproduktion wendet sich die Arbeit über den großen Kreis der auf Rinderproduktion spezialisierten oder an ihr interessierten Landwirte hinaus vor allem an Tierärzte, Tierzuchtbeamte und Tierzuchtberater.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

ol. 45 (6), 321–384, Dezember 1980 ISSN 0044-3468 C 21274 F

Mammals

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

# NTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

rgan der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde





erlag Paul Parey Hamburg und Berlin

HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. van Bree, Amsterdam – W. Fiedler, Wien – H. Frick, München – W. Herre, Kiel – K. Herter, Berlin – H.-G. Klös, Berlin – H.-J. Kuhn, Göttingen – B. Lanza, Florenz – T. C. S. Morrison-Scott, London – J. Niethammer, Bonn – H. Reichstein, Kiel – M. Röhrs, Hannover – D. Starck, Frankfurt a. M. – F. Strauss, Bern – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

SCHRIFTLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. Schliemann, Hamburg – D. Kruska, Hannover

*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

*Manuskripte:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

*Vorbehalt aller Rechte:* Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

**Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA):** The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distributions, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see 'Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List' of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Tutte Druckerei GmbH, Salzweg-Passau

Z. Säugetierkunde 45 (1980) 6, 321–384
InterCode: ZSAEA 7 45 (6), 321–384

Mit 4 Beilagen des Verlages Paul Parey

# The adrenal weight changes of a tropical fruit bat, Rousettus aegyptiacus E. Geoffroy

By J. Baranga

*Zoology Department, Makerere University, Kampala, Uganda*

*Receipt of Ms. 20. 12. 1979*

## Abstract

Adrenals were collected from a colony of fruit bats (*Rousettus aegyptiacus*) for over a year. The relative adrenal weights are highest in the foetuses and they follow roughly the same trend as the absolute weights in the postnatal life. The adrenal weights increase with age and the adult adrenal weight is attained before the bats are sexually mature. The adrenal weights show a disproportionately heavier left than right gland especially during pregnancy. The gland weights exhibit sex differences with the breeding males having a higher average than their coevals. There is an increase of adrenal weights with the advance of pregnancy and this declines suddenly at parturition. The greater proportion of adrenal weight increase during pregnancy is contributed by the left gland. The effect of either wet or dry seasons on the adrenal weights is not statistically significant and the little change there appears to be associated with breeding.

## Introduction

The size of the adrenal cortex estimated by adrenal weight has been used as an indirect measure of social stress in wild mammalian populations (Christian 1962). Knowledge of the weights of the adrenal glands is often used in estimating functional status of animals particularly the small mammals such as rodents. Preliminary to an assessment of the effect of population density on adrenal size, is an understanding of seasonal changes in adrenal weight in relation to body weight; and of the physiological factors that determine adrenal weight. It is apparent that many factors, both internal and external influence adrenal size. Sex, age, reproductive status, season, breeding, population density, disease and availability of food are factors that may affect the adrenal weight changes.

In proportion to the body weight, the adrenal weight varies from strain to strain and from species to species. A weight change in the adrenal glands of one species of mammal may be related to a factor for which adrenals of another species show no apparent response.

A vast amount of information has been collected about the adrenal gland weights of mammals especially of man, dog, laboratory rat, mouse, rabbit, guinea-pig, and hamster (Jones 1957). The adrenal glands of bats have not yet been studied in detail and thus the data on these aspects are scanty. And even less is known on the behaviour of this endocrine tissue in tropical mammals. This study was initiated to gather information on the variation of adrenal weights with respect to sex, age, breeding condition, wet and dry seasons. *Rousettus aegyptiacus* was selected for this investigation because of its sustained high numbers of individuals in their caves throughout the year.

Unlike *R. aegyptiacus* in Egypt (Flower 1932), these bats in Uganda breed twice a year (Mutere 1968; Baranga 1978). The gestation period is about four months. Lactation lasts for about four weeks and mating seems to take place during this period. With this kind of schedule, these bats have very little time for resting between parturition and the next pregnancy.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4506-0321 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 321–336
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

## Materials and methods

A collection of 700 individuals of *Rousettus aegyptiacus* was made from caves on the shores of Lake Victoria, Uganda. This area, elevated between 1066 and 1219 m above sea level, receives 1250 to 1500 mm of rain annually and is generally covered by Medium Altitude Moist Evergreen forest.

Sampling was once every month for more than 12 months. The animals were housed in the Zoology Animal Yard bat cages for one night where they fed ad lib. on ripe pawpaws, bananas and slices of pineapple. The bats were chloroformed, weighed to the nearest 0.1 g. on a Sartorius toploader before other measurements, inspections and dissections were made. Records included body weight, forearm length, sex, state of maturity, condition of breeding, external and internal parasites.

Care was taken to place the collected glands in the fixative within three minutes of death. The adrenals were cleaned of fat on the day following dissection and rolled twice on Whatman filter paper before weighing to the nearest 0.01 mg on a Metler analytical balance.

For both sexes the demarcation between mature and immature *R. aegyptiacus* in the area, is 90 g body weight and 90 mm forearm length; these being the minimum dimensions of a mature bat (Mutere 1968). In addition to the above dimensions, breeding females have prominent teats, and their uteri are richly supplied with blood vessels and/or distended. The fruit bats reproduce twice a year in the locality with parturition peaks in February/March and September/October. Since there does not seem to be a resting period between lactation and pregnancy, all the female bats which have already had young ones or are pregnant are considered breeding. Breeding males are mature bats with very big testes and seminal vesicles.

Non-breeding males and females refer to mature bats with very tiny testes and seminal vesicles; and thin walled, tiny, undistended uteri devoid of a rich blood supply respectively. Immature males and females are bats which have not yet attained the 90 g body weight and 90 mm forearm length.

The age of foetuses refers to the approximate age of pregnancy. Pregnant bats show clear embryo presence in the uteri as early as the first half of the first month of pregnancy. For purposes of this study four main stages of reproductive condition were considered:
Early pregnancy: uterus enlarged with about $^1/_2$ to $1^1/_2$ months old embryo,
Mid-pregnancy: with about 2 to $2^1/_2$ months old embryo,
Late pregnancy: with about 3 to $3^1/_2$ (and close to parturition) months old embryo.

Lactation here refers to a period between parturition and weaning during which time the young clings to its mother's abdomen.

## Results

### Weights of right and left adrenals

The contribution to total adrenal weight of right and left glands is not equal. In general, the left adrenal is slightly but persistently heavier than the right one, and in many individuals the difference is as small as 0.1 mg, while in others it is as large as 4.0 mg.

There are many individual exceptions but there is never any age group with a higher mean right than a mean left adrenal weight. The condition of disproportionate adrenal weight favouring the left gland is common to all age groups and sexual states of the bats examined.

When percentage differences were calculated for the three age groups of both sexes, it was found (tab. 1) that there are different age biases in the two sexes. Among the male bats, the

*Table 1*

**Disproportionate weight percentages in favour of heavier left than right adrenals**

| Age groups | Males | Sample size | Females | Sample size |
|---|---|---|---|---|
| Foetal | 0 | (9) | 0 | (9) |
| Immature | 4.4 | (36) | 2.5 | (36) |
| Non-breeding | 10.5 | (36) | 4.5 | (19) |
| Breeding | 8.1 | (36) | 7.1 | (36) |

The percentages given here are calculated from the differences between the mean left and mean right adrenal weights. Sample size refers to pairs of adrenal used in calculating the mean weights.

highest percentage of adrenal weight difference (10.5%) was recorded in the non-breeders while in the females the breeders have the highest mean difference (7.1%). During late pregnancy, the left mean adrenal weight averages about 10% heavier than the right one.

In dealing with pregnant bats, attempts were made to correlate the disproportionate adrenal weight with the pregnant uterine horn, but no meaningful bias was found in that direction. When numerical comparisons are made on the number of individuals with heavier left than right adrenals, the lowest (11%) is recorded in the foetal group and the highest (91%) in the pregnant females. Thus the additional adrenocortical tissue required by the breeding females, is disproportionately distributed in favour of the left adrenal. As can be seen in table 1, disproportionate weight percentages vary with age groups and sex but the constant feature is that the majority of non-foetal bats have heavier left than right adrenals.

## Adrenal weight changes with sex

It is clear from table 2 that no significant difference exists between the male and female mean adrenal weights. The largest difference in absolute adrenal weights is found in the breeding specimens in favour of the males. However, even this is not statistically significant.

*Table 2*

**Sex differences in adrenal weights**

| Age group | Sex | Adrenal weight range (mg) | Mean absolute adrenal weight (mg) ± SE | mean relative adrenal weight (mg) ± SE | Sample size |
|---|---|---|---|---|---|
| Immature | Males | 1.8–18.6(104) | 8.7 ± 0.709 | 0.169 ± 0.006 | 36 |
| | Females | 1.4–17.9(60) | 8.2 ± 0.684 | 0.166 ± 0.007 | 36 |
| Non-breeding | Males | 10.1–32.6(81) | 18.1 ± 0.787 | 0.167 ± 0.006 | 36 |
| | Females | 11.4–33.8(31) | 18.3 ± 1.250 | 1.177 + 0.110 | 19 |
| Breeding | Males | 13.6–41.7(164) | 23.2 ± 0.822 | 0.172 ± 0.006 | 36 |
| | Females | 4.8–42.0(217) | 20.5 ± 1.049 | 0.169 ± 0.007 | 36 |

Wherever it occurs, sample size means the number of bats (pairs of adrenals) used in calculating the means and the standard error (SE). – The sample size for the adrenal weight range is given in parentheses after the figures.

## Age related changes

The adrenal weights increase with age from foetal life until the late juvenile stage. As can be seen in fig. 1, plotting adrenal weights against estimated age, shows a short term shallow depression at the time of birth (zero age), indicating a temporary lag in the adrenal growth rate. The highest growth rate is observed in the first four months of postnatal life and thereafter the graph zigzags before flattening off, implying the interference of other factors as the adrenals mature.

Forearm length is one of the criteria used to determine the rate of growth and the stage of maturity in bats. Increase in forearm length is much faster than adrenal gland growth. This is made clear by plotting forearm length against paired adrenal weights (fig. 2). The first part of this curve is marked by an initial rapid increase of the forearm length as compared to the rate of increase in adrenal weights.

The second phase is characterized by a faster rate of adrenal weight increase than forearm length. During this period, the former doubles its initial weight while the latter increases

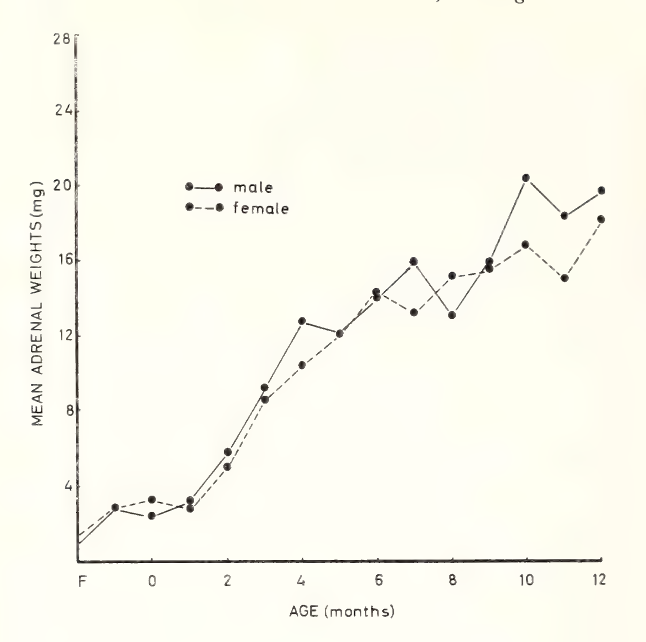



*Fig. 1.* The changes of mean absolute adrenal weights with estimated age. F = foetus; O = born on the day of dissection

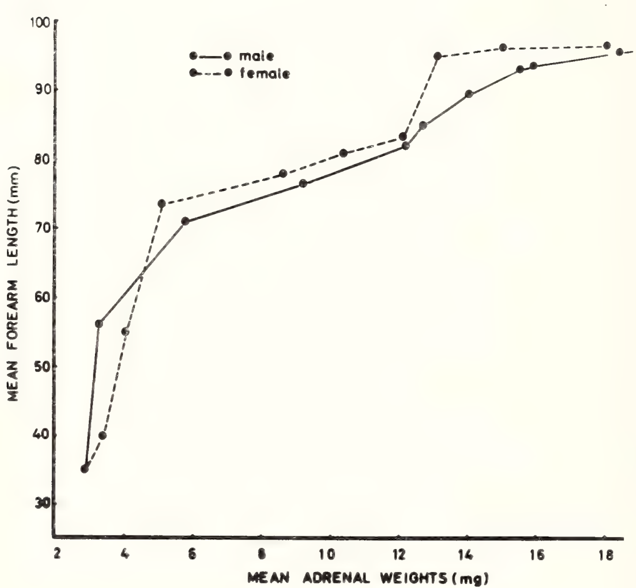



*Fig. 2.* The relationship between mean absolute adrenal weights and forearm length during the growth of juveniles

only slightly. The third and last phase which starts at around 12 mg adrenal weight marks a steady but short-lived growth after which the forearm length attains the adult size.

The adrenal weight continues to increase even after the bats have attained sexual maturity. The forearm length levels off while the adrenal weight increases at a steady rate. Like other organs such as kidneys and spleen, the increase in adrenal weights proceeds parallel with that of the body weight during the early stages of postnatal life. However, the attainment of adult body and adrenal weights takes place at different times.

### *Attainment of adult adrenal weights*

The adrenal weights given in table 2, clearly show that there is a wide adrenal weight range. The highest adrenal weight figures for the immature bats, 18.6 mg for males and 17.9 mg for females, are higher than the lowest adrenal weight figures for non-breeders and breeders. This means that the adult adrenal weight is attained before the animals are mature enough to breed; or in other words that sexually immature bats have a great range of adrenal weights some of which have already reached adult adrenal weight levels.

By the fourth postnatal month, the adrenal weights of the young bats have stabilised somewhat in relation to age. At this age, the immature bats are fully independent of their mothers, and their mean adrenal weights are 10–12 mg for both sexes. This weight is within the adult adrenal weight range. In this study, the highest percentage of adrenal weights over body weights, 3%, is recorded in the youngest foetuses examined. The adrenals are generally 1.5 to 1.7% of the body weight for both the immature and mature bats. This indicates that in general weights increase proportionally throughout the postnatal life of the fruit bat (table 3).

*Table 3*

**Adrenal weights and measurements of fourteen bats**

| Specimen no. | Estimated age (months) | Body weight (g) | Forearm length (mm) | Right adrenal | | Left adrenal | | Absolute adrenal weight (mg) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Weight (mg) | Length × width × thickness (mm) | Weight (mg) | Length × width × thickness (mm) | |
| 577 | * | 10.4 | 34.6 | 0,7 | | 0.7 | | 1.4 |
| 609 | 0 | 17.9 | 35.6 | 1.1 | 1.7 × 1.2 × 1.1 | 1.1 | 1.7 × 1.3 × 0.9 | 2.2 |
| 540 | 1 | 38.2 | 72.0 | 3.8 | 2.3 × 2.0 × 1.9 | 3.8 | 2.4 × 2.0 × 1.8 | 7.6 |
| 522 | 2 | 51.6 | 77.3 | 3.8 | 2.7 × 1.8 × 1.2 | 3.8 | 2.9 × 2.0 × 1.4 | 7.6 |
| 525 | 3 | 63.1 | 77.7 | 4.2 | 2.5 × 2.0 × 1.6 | 4.6 | 2.8 × 2.0 × 1.8 | 8.8 |
| 554 | 4 | 70.0 | 86.0 | 12.0 | 2.8 × 2.5 × 1.9 | 6.6 | 3.0 × 2.5 × 2.0 | 18.6 |
| 658 | 5 | 71.1 | 81.7 | 5.2 | 2.6 × 2.3 × 1.9 | 5.7 | 3.0 × 2.2 × 1.6 | 10.9 |
| 507 | 6 | 88.8 | 92.0 | 4.1 | 2.5 × 2.0 × 1.7 | 4.5 | 2.8 × 1.9 × 1.7 | 8.6 |
| 664 | 7 | 93.4 | 99.0 | 7.5 | 3.3 × 2.5 × 1.9 | 8.6 | 3.6 × 2.2 × 1.9 | 16.1 |
| 588 | 8 | 102.0 | 91.1 | 8.3 | 3.8 × 2.8 × 1.9 | 9.3 | 3.9 × 2.8 × 2.1 | 17.6 |
| 686 | 9 | 108.3 | 100.3 | 8.8 | 3.1 × 2.6 × 2.0 | 9.4 | 3.5 × 2.5 × 2.1 | 18.2 |
| 680 | 10 | 117.4 | 92.0 | 7.4 | 3.1 × 2.5 × 2.0 | 7.4 | 3.5 × 2.6 × 2.1 | 14.8 |
| 670 | $H_1$ | 134.5 | 97.8 | 7.8 | 3.4 × 2.5 × 1.8 | 9.0 | 3.4 × 2.5 × 2.3 | 16.8 |
| 672 | $H_2$ | 155.2 | 96.0 | 9.8 | 3.2 × 2.7 × 2.2 | 11.7 | 3.3 × 2.7 × 2.3 | 21.5 |

Three linear measurements roughly at right angles to each other were made across the adrenal glands and recorded as length × width × thickness (mm). * This specimen was a roughly 2 months old foetus. Some of the measurements were not recorded. – $H_1$, $H_2$ = Age is unknown but is greater than ten months.

### *Adrenal weight changes from immature to breeding stages*

A comparison of absolute and relative adrenal weights in various age groups during development and breeding was made. Considerable variation in the sample exists in the mean absolute and relative adrenal weights of foetuses, juvenile, non-breeding males and females (fig. 3). The mean absolute adrenal weights range from 2.3 mg in the foetuses to 23.2 mg in the breeding males. When the mean absolute adrenal weights are plotted against the mean body weights, the relationship between the two is expressed as a linear function.

The adrenal and body weights for growing bats are highly correlated ($r = 0.987$, $P < 0.001$) and the correlation remains high whether the figures used are means or individual, male or female (fig. 4). The high correlation figures for juvenile bats are lowered in mature

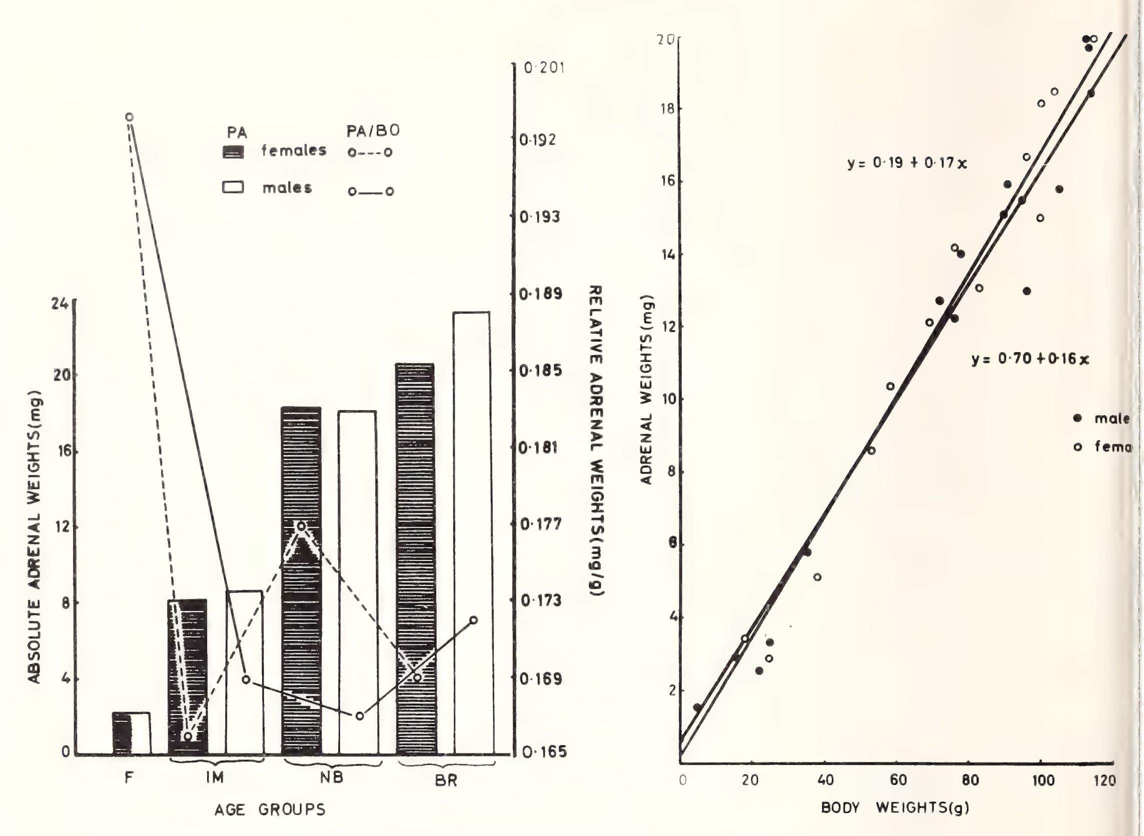



*Fig. 3 (left).* The changes of mean absolute and mean relative adrenal weights with the age groups. F = foetus; IM = immature; NB = nonbreeding; BR = breeding; PA = absolute adrenal weights; PA/BO = relative adrenal weights. – *Fig. 4 (right).* The relationship between absolute adrenal and body weights of juveniles

females (non-breeders: $r = 0.472$, $P < 0.05$; breeders: $r = 0.501$, $P < 0.10$) and lower still in males ($r = 0.392$).

A comparison of the two sexes reveals no significant differences in their absolute adrenal weights during development. In both sexes, significant differences are found in the mean absolute adrenal weights between the age groups: foetuses and juveniles ($P < 0.001$), juveniles and non-breeders ($P < 0.001$) while the difference between non-breeders and breeders is only significant in the males ($P < 0.005$).

As fig. 3 shows, the mean relative adrenal weights of both sexes, decrease from foetal to juvenile stages and this is accentuated by the rapid increase in the body weight that is observed in juvenile bats. Thereafter, the mean relative adrenal weights follow different courses in the two sexes. The peak shown by the nulliparous females can be explained by their generally light bodies; a fact which changes as the bats start breeding, resulting in higher body weights and lower relative adrenal weights.

During the stages of development, the juvenile and non-breeding males have relatively heavy bodies and thus lower relative adrenal weights. The breeding male bats have the heaviest adrenals and therefore their mean relative adrenal weights reach a level higher than that of juvenile and non-breeding males.

*Table 4*

**Mean monthly body weights (g) and weights of paired adrenal glands (mg) ± SE of male juveniles**

| Month of the year | Body weight (g) ± SE | Absolute adrenal weight (mg) ± SE | Relative adrenal weight (mg/g) ± SE | Sample size |
|---|---|---|---|---|
| 1975 | | | | |
| March[1] | 39.90 ± 5.466 | 6.975 ± 1.025 | 0.171 ± 0.001 | 16 |
| April | 31.61 ± 1.672 | 6.86 ± 0.345 | 0.210 ± 0.018 | 7 |
| May | 61.78 ± 3.328 | 11.45 ± 0.811 | 0.188 ± 0.013 | 13 |
| June | 72.36 ± 3.868 | 11.90 ± 0.789 | 0.168 ± 0.013 | 7 |
| July | 83.37 ± 3.000 | 8.17 ± 3.196 | 0.097 ± 0.037 | 3 |
| August | 83.00 ± 2.400 | 13.45 ± 1.650 | 0.162 ± 0.015 | 5 |
| September | 84.1 ± 1.270 | 14.15 ± 1.780 | 0.168 ± 0.019 | 4 |
| October[1] | 30.29 ± 3.877 | 3.53 ± 0.539 | 0.114 ± 0.005 | 16 |
| November | 41.49 ± 4.892 | 5.15 ± 0.449 | 0.128 ± 0.007 | 11 |
| December | 49.82 ± 1.582 | 7.42 ± 0.281 | 0.151 ± 0.006 | 18 |
| 1976 | | | | |
| January | 70.00 | 18.6 | 0.266 | 1 |
| February | 67.17 ± 3.379 | 12.57 ± 1.620 | 0.190 ± 0.033 | 3 |

[1] Young bats are born early March and early October and this affects the juvenile mean weight records.

*Table 5*

**Mean monthly body weights (g) and weights of paired adrenal glands (mg) ± SE of female juveniles**

| Month of the year | Body weight (g) ± SE | Absolute adrenal weight (mg) ± SE | Relative adrenal weight (mg/g) ± SE | Sample size |
|---|---|---|---|---|
| 1975 | | | | |
| March | 45.40 ± 1.860 | 7.414 ± 0.332 | 0.146 ± 0.010 | 7 |
| April | 45.60 ± 11.82 (4) | 6.30 ± 1.045 (9) | 0.165 ± 0.008 (4) | * |
| May | 61.23 ± 5.24 | 10.47 ± 1.390 | 0.165 ± 0.012 | 6 |
| June | 73.63 ± 9.34 | 12.10 ± 2.930 | 0.163 ± 0.030 | 3 |
| July | 75.50 ± 2.352 | 11.50 ± 0.649 | 0.156 ± 0.011 | 6 |
| August | 79.15 ± 8.55 | 15.20 ± 1.200 | 0.196 ± 0.036 | 2 |
| September | 88.60 | 16.00 | 0.181 | 1 |
| October | 30.15 ± 5.99 | 4.86 ± 1.260 | 0.172 ± 0.045 | 10 |
| November | 38.26 ± 2.84 | 4.66 ± 0.440 | 0.122 ± 0.007 | 7 |
| December | 49.01 ± 1.67 | 8.23 ± 0.600 | 0.172 ± 0.016 | 10 |
| 1976 | | | | |
| January | 61.20 | 12.10 | 0.198 | 1 |
| February | 62.84 ± 3.179 | 12.51 ± 1.112 | 0.181 ± 0.006 | 7 |

*Sample size is variable and is shown in parentheses.

*Table 6*

**Mean monthly weights of paired adrenal glands of non-breeding males**

| Month of the year | Absolute adrenal weight (mg) ± SE | Relative adrenal weight (mg/g) ± SE | Sample size |
|---|---|---|---|
| 1975 | | | |
| March | 17.83 ± 0.979 | 0.154 ± 0.010 | 20 |
| April | 18.15 ± 1.290 | 0.155 ± 0.019 | 4 |
| May | 15.75 ± 5.650 | 0.145 ± 0.450 | 2 |
| June | 18.19 ± 1.860 | 0.160 ± 0.013 | 7 |
| July | 18.10 ± 1.219 | 0.161 ± 0.010 | 9 |
| August | 20.37 ± 2.013 | 0.178 ± 0.013 | 7 |
| September | 17.89 ± 1.187 | 0.150 ± 0.011 | 8 |
| October | 17.45 ± 1.449 | 0.148 ± 0.012 | 8 |
| November | 16.90 ± 0.900 | 0.161 ± 0.013 | 2 |
| December | – | – | |
| 1976 | | | |
| January | 19.95 ± 1.343 | 0.175 ± 0.268 | 10 |
| February | 19.83 ± 0.940 | 0.168 ± 0.011 | 4 |

*Table 7*

**Mean monthly weights of paired adrenal glands of non-breeding females**

| Month of the year | Absolute adrenal weight (mg) ± SE | Relative adrenal weight (mg/g) ± SE | Sample size |
|---|---|---|---|
| 1975 | | | |
| March | 18.27 ± 0.667 | 0.161 ± 0.005 | 9 |
| April | 20.35 ± 0.050 | 0.200 ± 0.010 | 2 |
| May | 21.0 | 0.177 | 1 |
| June | – | – | |
| July | 14.4 | 0.155 | 1 |
| August | 17.67 ± 2.490 | 0.168 ± 0.017 | 3 |
| September | 20.05 ± 1.850 | 0.184 ± 0 | 2 |
| October | – | – | |
| November | 11.65 ± 0.250 | 0.117 ± 0.012 | 2 |
| December | 15.60 | 0.148 | 1 |
| 1976 | | | |
| January | 21.10 ± 1.600 | 0.211 ± 0.025 | 2 |
| February | 19.41 ± 1.095(8) | 0.173 ± 0.009(4) | * |

*Sample size is variable.

## Seasonal changes in adrenal weights

Analyses of seasonal data on adrenal weights of bats of all ages are represented in tables 4 to 9. Two kinds of data are presented: first, actual total weights of paired adrenals referred to in the tables and elsewhere in the text as absolute adrenal weights. Secondly, adrenal weights relative to the body weight of the animal (mg paired adrenal weight per g body weight).

*Table 8*

**Mean monthly weights of paired adrenal glands of breeding males**

| Month of the year | Absolute adrenal weight (mg) ± SE | Relative adrenal weight (mg/g) ± SE | Sample size |
|---|---|---|---|
| 1975 | | | |
| March | 22.196 ± 0.633 | 0.156 ± 0.004 | 28 |
| April | 25.82 ± 1.584 | 0.186 ± 0.010 | 22 |
| May | 23.83 ± 1.583 | 0.179 ± 0.0007 | 18 |
| June | 25.81 ± 1.202 | 0.193 ± 0.010 | 17 |
| July | 23.71 ± 1.879 | 0.174 ± 0.119 | 10 |
| August | 22.27 ± 0.921 | 0.167 ± 0.009 | 14 |
| September | 22.77 ± 1.049 | 0.172 ± 0.007 | 18 |
| October | 23.40 ± 1.306 | 0.170 ± 0.010 | 8 |
| November | 18.84 ± 1.560 | 0.143 ± 0.011 | 11 |
| December | – | – | 11 |
| 1976 | | | |
| January | 24.78 ± 1.740 | 0.192 ± 0.013 | 11 |
| February | 26.96 ± 2.850 | 0.202 ± 0.016 | 7 |

*Table 9*

**Mean monthly weights of paired adrenals of breeding females**

| Month of the year | Absolute adrenal weight (mg) ± SE | Relative adrenal weight (mg/g) ± SE | Sample size |
|---|---|---|---|
| 1975 | | | |
| March | 24.91 ± 0.827 | 0.204 ± 0.006 | 39 |
| April | 26.53 ± 1.383 | 0.244 ± 0.119 | 18 |
| May | 20.99 ± 2.850 | 0.183 ± 0.028 | 7 |
| June | 20.73 ± 1.410 | 0.191 ± 0.013 | 9 |
| July | 21.01 ± 2.467 | 0.169 ± 0.183 | 9 |
| August | 22.12 ± 0.714 | 0.176 ± 0.005 | 27 |
| September | 23.66 ± 0.861 | 0.181 ± 0.005 | 22 |
| October | 19.81 ± 1.202 | 0.164 ± 0.008 | 29 |
| November | 20.16 ± 1.374 | 0.170 ± 0.010 | 19 |
| December | 21.62 ± 2.460 | 0.177 ± 0.019 | 4 |
| 1976 | | | |
| January | 22.78 ± 1.109 | 0.182 ± 0.007 | 17 |
| February | 25.68 ± 0.930 | 0.190 ± 0.006 | 17 |

Changes in adrenal weights of the bats are very closely related to changes in body weights in both sexes throughout the sampling year. Therefore, the relative adrenal weight changes follow closely the trend of the absolute adrenal weight changes, and if differences occur, they are not significant.

## Changes with reproductive periods

The mean absolute adrenal weights increase gradually with the mean body weights from early pregnancy and both reach a peak during late pregnancy. This increase is found to be significant ($P < 0.01$) although the change of mean relative adrenal weights over the same period is not. From the late pregnancy peak, both the mean absolute and mean relative adrenal weights decrease and have low averages during lactation (fig. 5).

The low mean figures of both absolute and relative adrenal weights do not change significantly during lactation. Although the gravimetric data of postpartum females may appear to be higher than those of similar animals during early pregnancy, the differences are statistically insignificant. The mean relative adrenal weights throughout the reproductive period, are characteristically high during early pregnancy and lower otherwise.

The early pregnancy peak decreases with the progress of pregnancy until it hits the bottom during mid-pregnancy (fig. 6). It recovers slightly during late pregnancy only to go down slightly after parturition where it remains until the next pregnancy. The differences in the relative adrenal weights of female bats from early pregnancy up to weaning are very small and statistically insignificant.

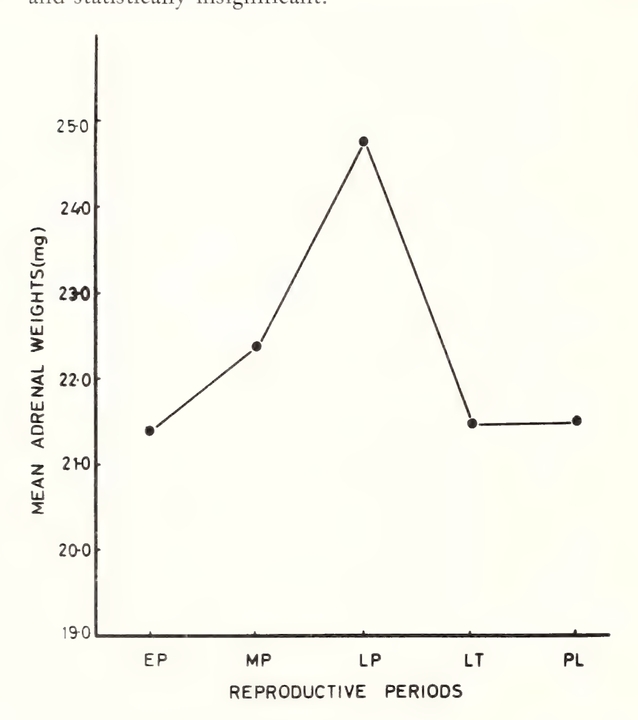



*Fig.* 5. Absolute adrenal weight changes with the reproductive periods: EP = early pregnancy; MP = mid-pregnancy; LP = late pregnancy; LT & PL = lactation

## Seasons

Attempts have been made to correlate adrenal gland size with other parameters and characteristics that are suspected to have a bearing on the adaptation of the bats to their environment such as wet and dry seasons.

The rainfall data collected (fig. 7) and the observations made during the present work confirm earlier observations (Mutere 1968) that the bimodal breeding pattern of *R. aegyptiacus* under study, follows closely the two tropical rainfall peaks. This makes it very difficult to find out whether the observed variations in the adrenal weights are due to seasonality or to breeding conditions.

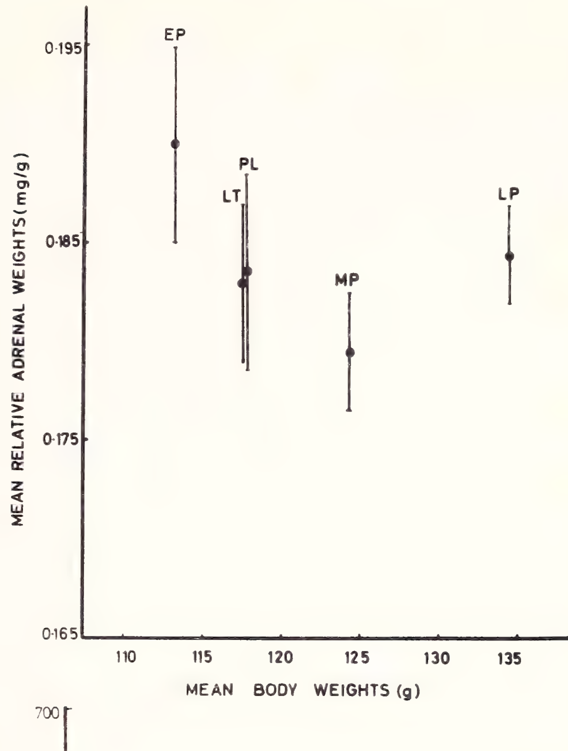



*Fig. 6.* Relative adrenal weight changes with the reproductive periods. (Legend as in Fig. 5)

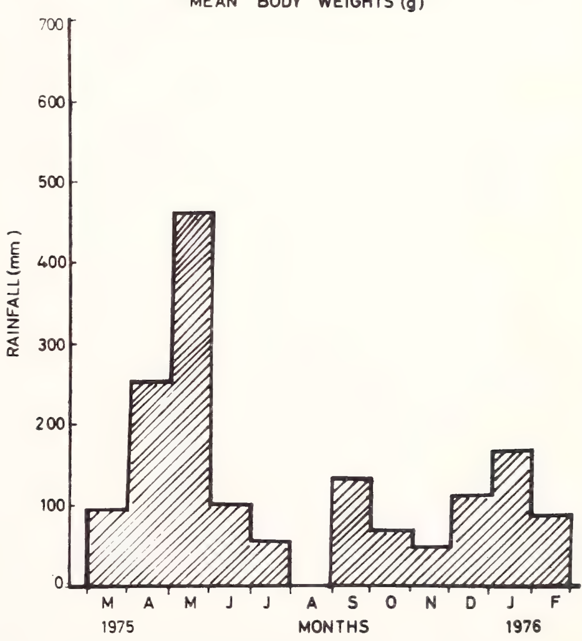



*Fig. 7.* Monthly rainfall for the area collected during the period of study

Seasonality is not considered significant in its effects on adrenal weights in the tropics except in as far as it affects the availability of food. The bats have access to abundant supplies of natural food plants from the lake-shore forest as well as some cultivated crops and thus the food resources cannot possibly constitute a limiting factor. It appears therefore that there is no measureable relationship found to link adrenal size with any of these features.

## Discussion

### Right and left adrenals

Disproportionate weight favouring one adrenal has been reported before, in rodents (Donaldson 1924; Kojima 1928, Jones 1957; Rudd and Mullen 1963; Mullen 1960; Pinter 1968), rabbits (Bailey and Schroeder 1967), echidna (Weiss and Mcdonald 1965) dog (Baker 1937), cattle (O'Kelly 1974), Tasmanian devil (Weiss and Richards 1971) and bats (Christian 1956; Short 1961; Rudd and Beck 1969). Although the percentage difference is lower in *R. aegyptiacus* than the 20% reported in rodents (Rudd and Mullen 1963), the left gland is heavier than the right one in both cases.

In contrast to the present findings on fruitbats, Baker (1937) working on dogs found that, the right adrenal was heavier than the left one. Jones (1957) attributed no functional significance to the difference between left and right adrenals, but he only speculated about its relationship with the adrenal's anatomical closeness to the neighbouring kidney. The closeness of the right and left bat adrenals to their corresponding kidneys in the present work, is similar and thus does not account for the persistent differences observed.

Christian (1956) found a disproportionately heavier right adrenal in *Eptesicus* bats and similar results were obtained a few years later in *Tadarida* bats by Short (1961). The increased total adrenal weight during late pregnancy in the two bat species is attributed to the differential increase in the right adrenal weight. The information obtained by Rudd and Beck (1969) on pregnant *Myotis yumanensis* females agreed with the findings of Christian (1956) and Short (1961); and they apparently correlated the differential adrenal weight increase with the consistent use of the right uterine horn in pregnancy.

The information obtained in the course of the present investigation, shows a 50% chance of implantation in either of the two uterine horns. This shows that no particular horn is persistently favoured in *R. aegyptiacus* as was the case in *M. yumanensis* (Rudd and Beck 1969). As reported earlier on, there is a dramatic increase in adrenal weights from sexually inactive to breeding females especially during late pregnancy. It is clear that the differential increase of the left adrenal especially during late pregnancy is the major contributor to the total adrenal increase of breeding females. This conclusion agrees with that of other workers (Rudd and Beck 1969) although neither left nor right uterine horn is persistently favoured in *R. aegyptiacus* pregnancies.

### Adrenal weight changes with sex

Sex, age and breeding are among some of the factors which may affect weight changes in adrenal glands. In fact, most mammals show considerable adrenal weight variations among individuals of the same species, sex, size and age. The female mouse has heavier total adrenals than those of the coeval male (Jones 1948; 1955) and similar results were reported in the rat (Hatai 1914; Donaldson 1924; Jones 1957; Barnett et al. 1974).

The present work on *R. aegyptiacus* shows that among the juveniles, the male adrenal glands are heavier than the female ones. Among the non-breeding bats of both sexes, the mean adrenal weights are almost equal, while the breeding males have a greater mean adrenal weight than their female counterparts. This is at variance with what other workers found in the mouse (Jones 1957), in the rat (Donaldson 1924; Barnett et al. 1974) and in elephants (Krumrey and Buss 1969); but is in agreement with the findings on *Myocastor coypus* (Wilson and Dewees 1962), golden hamster (Peczenik 1944; Meyers and Charriper 1956), rabbit (Christian 1953; McKinney et al. 1970) and man (Bachman 1954; Symington 1961).

The average figures (tab. 2) given in the present work, mask the higher adrenal weights of late-term pregnant females which are generally greater than those of the coeval breeding males. Similar results were obtained by Christian (1956) working on *Eptesicus fuscus*. Al-

though the sex difference in the adrenal weights are not striking in *R. aegyptiacus* as in the golden hamster (JONES 1957), results from the two animals agree in that, on the average, the adrenal weights are higher in old males than in females of the same age.

Other workers have found similar results which confirm that contrary to the general belief (KRUMREY and BUSS 1969), in some mammals adrenals of males are heavier than those of females (JONES 1957; WILSON and DEWEES 1962). And yet in other mammals, little sex differences have been reported for instance in the dogs (BAKER 1937; 1938) and guinea-pigs (JONES 1957).

## Growth of adrenals

The absolute adrenal weights of bat foetuses are the lowest in the whole sample. This differs from the case of the human adrenal which is much larger in the foetus than in the neonate (ECKHOLM and NIEMINEVA 1950; STONER et al. 1953; SYMINGTON 1969). The proportionate growth of absolute adrenals to the general body growth in young bats contrasts highly with the relative adrenal weights for the same animals. The relative adrenal weights are highest in the prenatal bats and drop to a minimum at about the period of birth. In comparison to the body weight, the foetal adrenal is heavy as evident from the high prenatal relative adrenal weights. These observations are similar to the findings on human relative adrenal weight which is highest in prenatal specimens (ECKHOLM and NIEMINEVA 1950; SYMINGTON 1969).

The continuous increase in the absolute adrenal weights of bats, from prenatal to postnatal stages, shows that the immediate pronounced adrenal involution which follows birth in man, does not happen in *R. aegyptiacus*. This is strongly supported by histological evidence from the adrenals at those stages. Thus the decrease in relative adrenal weights of neonatal bats may be due to disproportionate growth in favour of the body weight immediately after birth. In proportion to body weight, the *Rousettus* adrenal is smaller than many other mammalian adrenals.

## Seasonal variation in adrenal weights

Considerable changes are known to occur in adrenal glands of mammals inhabiting areas of marked climatic fluctuations (CHRISTIAN 1962; GOERTZ 1965; RUDD and BECK 1969; CHAN and PHILLIPS 1973). It is also true that where seasonal variations exist, mammals usually exhibit definite breeding periods. While the climatic conditions vary but little in tropical regions like Uganda, the rainfall pattern shows two distinct peaks.

Climate and breeding usually present problems in interpretation of adrenal data, but the definite bimodal breeding pattern of *R. aegyptiacus* in Uganda (MUTERE 1968) which is closely followed by the rainfall peaks, complicates the picture further. Much of the work on the adrenal weights has been done in the temperate areas and there is a paucity of work done in the tropics for comparisons. Therefore, it has not been easy to attribute the adrenal weight changes to rainfall (in as much as it affects food availability) or to breeding.

### *Juveniles*

With a few exceptions, where monthly samples are small, the mean monthly absolute adrenal weights of juvenile bats show a steady increase from one parturition peak in March to the next in September/October. Following the recruitment of very young bats in the sample during the birth peaks, the mean absolute adrenal weights of juveniles decline. This indicates that the adrenal weights of juvenile bats do not respond to any particular seasonal factors except in as much as the latter means parturition and therefore the inclusion of many small adrenals in the sample.

*Non-breeders*

The nulliparous females and the non-breeding males show three adrenal weight peaks and two main low averages in the year. Superficially it looks as if the adrenal weight peaks are correlated to the mean annual rainfall peaks. It may be attractive to advance a hypothesis about the relationship of food availability – and the related responsiveness of the adrenal-to rainfall. It is not possible, however, to elaborate on this without first studying the food habits of the animal over the same period of time. Moreover, much of the conclusions on the non-breeding *Rousettus* bats will remain speculative since the monthly sample for this age group was not always big enough to guarantee accurate deductions.

*Breeders*

Information is available that oestrogen levels in human females increase as the pregnancy advances until a peak is reached during late pregnancy after which they decline at birth (Roy and Mackay 1962; Coyle and Brown 1963). Like oestrogen during human pregnancy, the bat adrenal weights increase with the advance of pregnancy and decline suddenly at parturition. The coincidence of the adrenal weight increase with the behaviour of oestrogen during bat pregnancy increases the probability that the latter stimulates the former. This is in agreement with the findings of other workers on the stimulatory effect of oestrogen on adrenal function (Miller and Riddle 1939; Conner and Shaffner 1954; Zalesky 1934; Clough 1965).

Generally the adrenal weights of breeding males are high during the breeding period. Low adrenal weight averages are recorded for male breeders during the female lactation period starting with parturition. The male adrenal weights increase during the female postlactation and throughout the four months of gestation. It is known that maximum male testicular weight occurs around the time of, and soon after the female parturition (Mutere 1968),and this may reflect a peak for testosterone secretion in the male bats. It is probable then that the low male bat adrenal weights following parturition is in response to the androgens which may reach a peak at that time.

Similar results have been obtained in both mammals and birds to confirm the effect of androgens on the adrenals (Kar 1947; Roy and Mahesh 1964; Chan and Phillips 1973). The increase in the mean adrenal weights of male bats starting immediately after lactation until the late pregnancy periods of their coevals, can be attributed to the decreasing effect of androgens, increased male aggressiveness which is evident during the breeding periods, and increased social contact as a result of reproductive recruitment of young bats into the population.

Increase in adrenal weights has been recorded in *Eutamias* (Sheppard 1968) and woodchucks (Christian 1962) at postlactation, by which time the young are dispersing. Breeding periods in the Ugandan *Rousettus aegyptiacus* are so close to each other that it is not easy to distinguish between the effects of breeding on adrenal response from those of other factors such as wet and dry seasons, food scarcity and its consequent stressful foraging trips, social contact and its concomitant heightened scuffles.

**Acknowledgements**

I would like to thank Professor R. G. Lutfy and Professor F. I. B. Kayanja of Makerere University for their continual encouragement during the study and their criticisms of the manuscript. I acknowledge the assistence of C. D. Sturm and Evelyn Schlosser in the German translation.

This work was carried out with the financial assistance from Makerere University Grants Committee.

## Zusammenfassung

*Über Veränderungen der Nebennierengewichte bei dem tropischen, fruchtfressenden Flughund Rousettus aegyptiacus E. Geoffroy*

Aus einer Kolonie Flughunde (*Rousettus aegyptiacus*) wurden über einen Zeitraum von 1 Jahr Nebennieren gesammelt. Ihre relativen Gewichte sind bei den Foeten am höchsten und folgen ungefähr demselben Trend wie die absoluten Gewichte in der postnatalen Lebensphase. Die Nebennierengewichte nehmen mit dem Alter zu und erreichen noch vor der Geschlechtsreife das Gewicht wie beim adulten Tier. Man findet besonders während der Trächtigkeit unverhältnismäßig schwerere linke als rechte Drüsen. Die Drüsengewichte zeigen Geschlechtsunterschiede, die bei brünstigen Männchen im Durchschnitt höher liegen als bei gleichaltrigen Weibchen. Mit fortschreitender Trächtigkeit nehmen die Gewichte der Nebenniere zu und fallen bei der Geburt plötzlich ab. Die Gewichtssteigerung betrifft dabei überwiegend die linke Drüse. Der Einfluß feuchter oder trockener Jahreszeiten auf das Nebennierengewicht ist statistisch nicht signifikant, die auftretende geringe Veränderung scheint mit der Fortpflanzungszeit zusammenzuhängen.


## References


Bachmann, R. (1954): In: Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen. (Die Nebenniere). Vol. 6, part 5, p. 493. Ed. by Möllendorff, W. von) Berlin: Springer-Verlag.

Bailey, J. A.; Schroeder, R. E. (1967): Weights of left and right adrenal glands in cottontails. J. Mammalogy **48**, 475–475.

Baker, D. D. (1937): Studies of the suprarenal glands of dogs. 1. Comparison of the weights of suprarenal glands of mature and immature male and female dogs. Amer. J. Anat. **60**, 321.

— (1938): Comparison of the weights of suprarenals of dogs in oestrus, pregnancy and lactation. J. Morph. **62**, 3–15.

Baranga, J. (1978): Splenic weights and their possible relationship to adrenocortical function in a wild population of *Rousettus aegyptiacus* E. Geoffroy. E. Afr. Wildl. J. **16**, 49–58.

Barnett, J. L.; Cheesemann, P.; Cheeseman, J.; Douglas, J. M.; Phillips, J. G. (1974): Adrenal responsiveness in aging Brattleboro rats with hereditary diabetes insipidus. Age and Ageing **3** (189), 190–195.

Chan, S. W. C.; Phillips, J. G. (1973): Variations in the in vitro production of corticosteroids by the herring gull (*Larus argentalus*) adrenal glands. Gen. Comp. Endocrinol. **20**, 283–290.

Christian, J. J. (1953): The relation of adrenal weight to body weight in mammals. Science **117**, 78–80.

— (1956): The natural history of a summer aggregation of the big brown bat, *Eptesicus fuscus fuscus*. Amer. Midl. Naturalist **55**, 63–95.

— (1962): Seasonal changes in adrenal glands of woodchucks (*Marmota monax*). Endocrinology **71**, 431–447.

Clough, G. C. (1965): Variability of wild meadow voles under various conditions of population density, season and reproductive activity. Ecology **46**, 119–134.

Conner, M. H.; Shaffner, C. S. (1954): Effect of altered thyroidal and gonadal activity on size of endocrine glands and resistence in the chick. Endocrinology **55**, 45–53.

Coyle, M. G.; Brown, J. B. (1963): Urinary excretion of oestiol during pregnancy. J. Obstet. Gynaec., Brit. Comm. **70**, 225–231.

Donaldson, H. H. (1924): The rat. Reference tables and data for the albino rat (*Mus norvegicus albinus*) and the Norway rat (*Mus norvegicus*) Mem. Wistar Inst. Anat. No. 6, 2nd ed. Philadelphia.

Eckholm, E.; Niemineva, K. (1950): On the prenatal changes in the relative weights of the human adrenals, thymus, and the thyroid gland. Acta Paediat. Stockh. **39**, 67–86.

Flower, S. S. (1932): Notes on the Recent Mammals of Egypt, with a list of the species recorded from that Kingdom. Proc. Zool. Soc. (London), 369–450.

Goertz, J. W. (1965): Adrenal and spleen weights in cotton rats in relation to age, sex and season. J. Mammalogy **46**, 699–700.

Hatai, S. (1914): On the weight of some of the ductless glands of the Norway and of the albino rat according to sex and variety. Anat. Rec. **8**, 511–523.

Jones, C. I. (1948): Variation in the mouse adrenal cortex with specific reference to the zona reticularis and to brown degeneration, together with a discussion of the "cell migration" theory. Quart. J. Micro. Sci. **89**, 53–74.

— (1955): The adrenal cortex in reproduction. Brit. Med. Bull. **11**, 156–160.

— (1957): The adrenal cortex. London and New York: Cambridge University Press.

Kar, A. B. (1947): The adrenal cortex testicular relations in the fowl. The effect of castration and replacement therapy on the adrenal cortex. Anat. Rec. **99**, 177–197.

Kojima, R. (1928): Qualitative und quantitative morphologische Reaktionen der Nebenniere (Meerschweinchen) auf besondere Reize. Beitr. Path. Anat. **81**, 264–308.

Krumrey, W. A.; Buss, I. O. (1969): Observations on the adrenal gland of the African elephant. J. Mammalogy **50**, 90–101.
McKinney, T. D.; Baldwin, D. M.; Giles, R. H. (1970): Effects of differential grouping on adrenal catecholamines in the cottontail rabbit. Physiol. Zool. (Chicago) **43**, 55–59.
Meyers, M. W.; Charipper, H. A. (1956): A histological and cytological study of the adrenal of the golden hamster (*Cricetus auratus*) in relation to age. Anat. Rec. **124**, 1–25.
Miller, R. A.; Riddle, O. (1939): Stimulation of adrenal cortex of pigeons by anterior pituitary hormones and by their secondary products. Proc. Soc. Exp. Biol. (N. Y.) **41**, 518–522.
Mullen, D. A. (1960): Adrenal weight changes in *Microtus*. J. Mammalogy **41**, 129–130.
Mutere, F. A. (1968): The breeding biology of the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* E. Geoffroy living at O′ 22′S. Acta Tropica **25** (2), 97–108.
O'Kelly, J. C. (1974): The concentration of lipids in the adrenal cortical tissue of genetically different types of cattle. Austr. J. Biol. Sci. **27**, 651–657.
Peczenik, O. (1944): Action of sex hormones on the adrenal cortex of the golden hamster. Proc. Roy. Soc. (Edinburgh) **62**, 59–65.
Pinter, A. J. (1968): Effects of diet and light on growth, maturation, and adrenal size of *Microtus montanus*. Amer. J. Physiol. **215**, 461–466.
Roy, E. J.; Mackay, R. (1962): The concentration of oestrogens in blood during pregnancy. J. Obstet. Gynaec. Brit. Comm. **69**, 13–17.
Roy, S.; Mahesh, V. B. (1964): Changes in steroid content of the adrenal of rats following prolonged administration of testosterone propionate with or without ACTH. Endocrinology **74**, 187–192.
Rudd, R. L.; Mullen, D, A. (1963): Adrenal gland responses to experimental manipulations of captive pocket gophers (*Thomomys umbrinus*). J. Mammalogy **44**, 451–466.
Rudd, R. L.; Beck, A. J. (1969): Adrenal gland weights in three families of North American bats. The Wasmann J. Biol. **27**, 135–147.
Sheppard, D. H. (1968): Seasonal changes in body and adrenal weights of chipmunks (*Eutamias*). J. Mammalogy **49**, 463–474.
Short, H. L. (1961): Growth and development of mexican free-tailed bats. Southwestern Naturalist **6**, 156–163.
Stoner, H. B.; Whitely, H. J.; Emery, J. L. (1953): The effect of systemic disease on the adrenal cortex of the child. J. Path. Bact. **66**, 171–183.
Symington, T. (1961): Anatomy and Physiology of the adrenal cortex. In: The Adrenal Cortex. 3–19. Ed. by McGowan, G. K.; Sandler, M. London: Pitman Medical Publ. Co.
— (1969): Functional Pathology of the Human Adrenal Gland. Edinburgh and London: E. and S. Livingstone.
Weiss, M.; Mcdonald, I. R. (1965): Corticosteroid secretion in the monotreme *Tachyglossus aculeatus*. J. Endocrinol. **33**, 203–210.
Weiss, M.; Richards, P. G. (1971): Adrenal steroid secretion in the Tasmanian devil (*Sarcophillus harisii*) and the eastern native cat (*Dasyurus viverrinus*). A comparison of adrenocortical activity of different Australian marsupials. J. Endocrinol. **49**, 263–275.
Wilson, E. D.; Dewees, A. A. (1962): Body weights, adrenal weights and oestrus cycles of nutria. J. Mammalogy **43**, 362–364.
Zalesky, M. (1934): A study of the seasonal changes in the adrenal gland of the thirteen-lined ground squirrel (*Citellus tridecemlineatus*), with particular reference to its sexual cycle. Anat. Rec. **60**, 291–321.

*Author's address:* Jonathan Baranga, Zoology Department, Makerere University, P. O. Box 7062, Kampala, Uganda

# Die Haarstruktur einiger Muriden und Cricetiden

Von Monika Trapp

*Zoologisches Institut der Universität Bonn*

*Eingang des Ms. 22. 1. 1980*

## Abstract

*Hair structure of some Muridae and Cricetidae*

Studied was the hair of some Muridae and Cricetidae with the aid of light and scanning electron microscopy. Four types of hair were found in each species: guard hairs, awls, auchenes and zig-zags. Mainly examined were the surfaces of auchenes and zig-zags, each showing three scale pattern types. The scale pattern changes from base to tip throughout these types. The percentage of these three patterns is nearly the same in all species examined. In the two families Muridae and Cricetidae different scale patterns were found. The size of the scales varies with species and is independent of hair length or hair thickness. In all species examined single or double furrows were found in some hairs.

## Einleitung

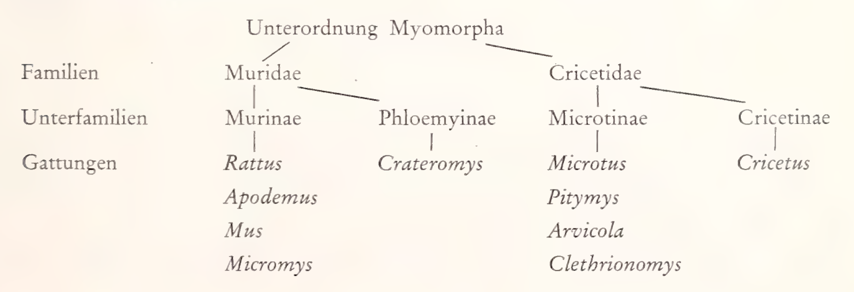
Das Haar der Säugetiere zeigt bei hoher intraindividueller Variabilität in vielen Merkmalen auch Unterschiede zwischen den Arten, die z. B. zur Identifizierung von Säugetieren in Nahrungsresten oder von Haaren als Beweismitteln in der Justiz herangezogen wurden.

Mit der Entwicklung des Raster-Elektronenmikroskops lassen sich die Oberflächenstrukturen besser untersuchen, wie es Vogel und Köpchen (1978) für das Haarprofil von Soriciden zeigen konnten. Dabei ergaben sich auch taxonomisch wichtige Befunde. Dagegen hält Short (1978) die sogenannte Cuticulastruktur der Haaroberflächen entgegen älteren Arbeiten für von nur begrenztem Wert bei Klärung taxonomischer Fragen oder Identifizierung von Arten.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Haaroberflächen von je 7 Muriden- und Cricetiden-Arten zu vergleichen und zu überprüfen, inwiefern sich hier Unterschiede auffinden lassen, die den bekannten taxonomischen Unterschieden entsprechen.

## Material und Methoden

Die Haare stammen von Bälgen der in Tab. 1 aufgeführten Arten, die ganz überwiegend der Coll. Prof. J. Niethammer entnommen wurden. Alle Nager gehören zu den Myomorpha. Ihre Aufteilung in Familien und Unterfamilien wird zur Zeit unterschiedlich gehandhabt. Die Hierarchie der verwandtschaftlichen Beziehungen kommt in folgendem Schema zum Ausdruck:




U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4506-0337 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 337–348
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

Verglichen wurden Haarbüschel von derselben Körperstelle 4 cm vor der Schwanzwurzel auf der Rückenmitte. Sie wurden hier mit einem scharfen Skalpell an der Hautoberfläche abgetrennt, in Aceton gereinigt und getrocknet.

Die Cuticulastruktur wurde vor allem an Nagellackabdrücken untersucht, die ich nach der Methode von Wussow (1968) herstellte. (Abb. 1).

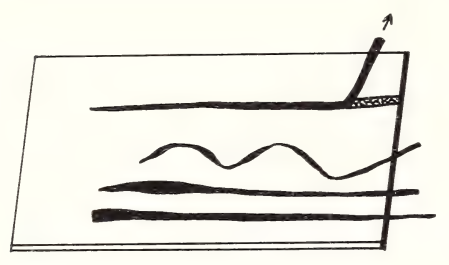


*Abb. 1.* Schema der Abdruckmethode in Nagellack

Von diesen Abdrücken fertigte ich bei 500facher Vergrößerung Fotos jeweils der unteren, mittleren und apicalen Haarregion an. Je Haar und Region maß ich auf den Fotos Länge und Breite von mindestens 8 Schuppen und rechnete die Mittelwerte in $\mu$m um. Die Ausdehnung von verschiedenen Mustertypen längs der Haare maß ich an jedem Haartyp und Fell an mindestens 6 Haaren mit einem Okularmikrometer (1 Einheit = 3,714 $\mu$m) bei 300facher Vergrößerung.

Die Ausbildung von Rinnen auf der Haaroberfläche beobachtete ich an REM-Bildern.

*Tabelle 1*

**Materialübersicht: Artzugehörigkeit und Anzahl der untersuchten Bälge**

| Art | Abkürzung | Anzahl der Bälge |
|---|---|---|
| *Rattus rattus* | *R. r.* | 2 |
| *Rattus norvegicus* | *R. n.* | 1 |
| *Apodemus agrarius,* Deutschland | *A. a.* D. | 3 |
| *Apodemus agrarius,* Istrien | *A. a.* I. | 2 |
| *Apodemus sylvaticus* | *A. s.* | 2 |
| *Apodemus flavicollis* | *A. f.* | 3 |
| *Mus musculus* | *M. m.* | 2 |
| *Micromys minutus* | *Mi. m.* | 3 |
| *Crateromys schadenbergi* | *C. s.* | 1 |
| *Clethrionomys glareolus* | *C. g.* | 3 |
| *Arvicola terrestris* | *A. t.* | 2 |
| *Pitymys subterraneus* | *P. s.* | 2 |
| *Microtus arvalis* | *M. a.* | 2 |
| *Microtus agrestis* | *M. ag.* | 2 |
| *Microtus nivalis* | *M. n.* | 1 |
| *Cricetus cricetus* | *C. c.* | 2 |

## Ergebnisse

Bei den untersuchten Nagerarten kommen vier Haartypen vor: Leithaare, Deckhaare, Grannenhaare und Wollhaare. Die Cuticulastruktur wurde vor allem an Grannen- und Wollhaaren untersucht, da sich hier die Leit- und Deckhaare von den Grannenhaaren nicht wesentlich unterschieden.

Jedes Haar besteht aus einem zentralen, lufthaltigen Mark, einer dieses umgebenden, aus

kompakter Hornsubstanz bestehenden Rinde, und der die Haaroberfläche bildenden Cuticula.

Die Cuticula, deren Betrachtung hier im Vordergrund steht, setzt sich aus schuppenartigen, gewöhnlich transparenten Hornlamellen zusammen, die sich basal und seitlich überdecken und etwa 5 $\mu$m dick sind. Die Anordnung dieser Schuppen kann mit der der Schuppen eines Tannenzapfens verglichen werden.

Nach der Begrenzung der freien Schuppenteile können verschiedene Typen unterschieden werden (Brunner und Coman 1974). Hier seien nur die bei den untersuchten Nagern vorkommenden Typen erwähnt.

*1. Der Blumenblatt-Typ (Petal-type)*

Benachbarte Schuppen überdecken sich nach Art von Blumenblättern. Man unterscheidet noch rhombenförmige Schuppen (Abb. 2a) (diamond-petal), die sowohl kurz und breit als auch lang und schmal sein können, sich aber immer nach oben hin gleichmäßig zuspitzen. Einen anderen Typ bezeichnet man als ,,broad petal" (Abb. 2b). Dieser breitere Schuppentyp ist gekennzeichnet durch abgerundete distale Kanten und eine eher unregelmäßige Form.

*2. Der Wellen-Typ (Waved-type)*

Wellenförmige Schuppen sind sehr breit und abgeflacht, die Einzelschuppe ist manchmal schwer erkennbar, da oft nur wenige den Schaft umschließen. Das freie distale Ende der Schuppen erscheint wie eine Reihe von Wellen, die nur durch die seitliche Überlappung der Einzelschuppen unterbrochen werden. Die Wellen können entweder regelmäßig (Abb. 2c) oder unregelmäßig (Abb. 2d) sein. Im letzten Fall wechselt der Umfang der aufeinanderfolgenden Wellen merklich.

*3. Das Übergangsmuster (Transitional-type)*

Hierbei handelt es sich eigentlich nicht um einen besonderen Mustertyp. An den Stellen eines Haares, wo die Schuppenmuster-Typen deutlich wechseln, spricht man von Übergangsmuster, also da, wo ein Muster in ein anderes übergeht (Abb. 2e). Dieser Übergang von einem zum anderen Muster kann über einen sehr kurzen Abstand erfolgen.

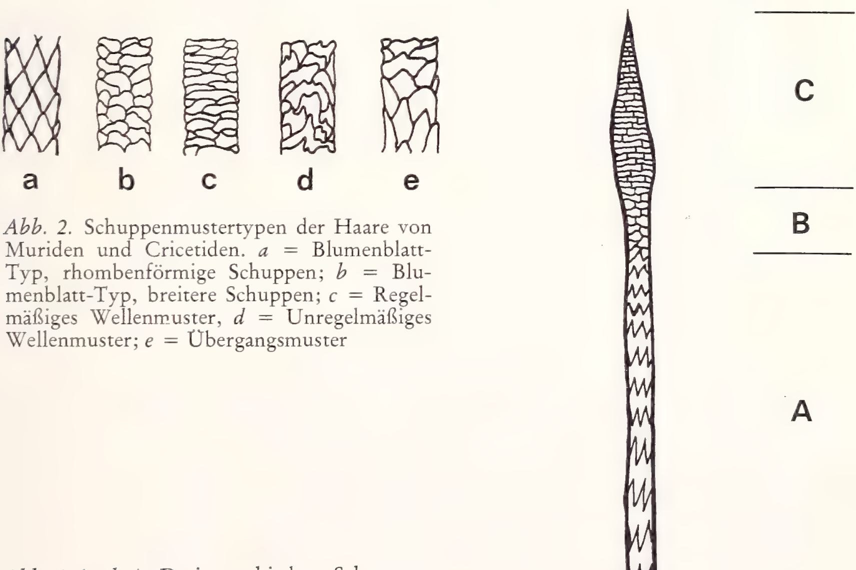



*Abb. 2.* Schuppenmustertypen der Haare von Muriden und Cricetiden. *a* = Blumenblatt-Typ, rhombenförmige Schuppen; *b* = Blumenblatt-Typ, breitere Schuppen; *c* = Regelmäßiges Wellenmuster, *d* = Unregelmäßiges Wellenmuster; *e* = Übergangsmuster

*Abb. 3 (rechts).* Drei verschiedene Schuppenmusterbereiche an einem Haar

Alle untersuchten Haare besitzen drei in der Cuticulastruktur deutlich voneinander unterscheidbare Regionen (Abb. 3):

A: untere Schaftregion

B: relativ schmaler Übergangsbereich von A nach C

C: distales Haarmuster; bei Grannenhaaren deckt es sich mit dem Grannenbereich, bei Wollhaaren etwa mit den beiden distalen Knickabschnitten.

Innerhalb der Muridae und Cricetidae stimmt die Cuticulastruktur hinsichtlich der Mustertypen überein. Zwischen den beiden Familien unterscheiden sich die Regionen A und B, die bei den Muriden dem Blumenblatt-Typ, bei den Cricetiden dem Wellen-Typ angehören. Das Muster der distalen Region C ist in beiden Familien der Wellen-Typ (Abb. 4).




*Abb. 4. a–c* = Grannenhaar von *Apodemus sylvaticus* (Muridae), unterer (*a*), mittlerer (*b*) und oberer (*c*) Bereich, Nagellackabdruck; *d–e* = Grannenhaar von *Arvicola terrestris* (Cricetidae), unterer (*d*), mittlerer (*e*) und oberer (*f*) Bereich, Nagellackabdruck

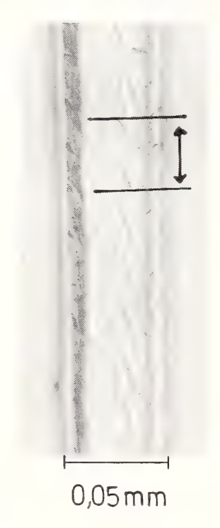



*Abb. 5.* Grannenhaar von *Arvicola terrestris,* mittlerer Bereich, Nagellackabdruck; Grenzbereich beim Abmessen einer Schuppe

Die Anteile der Musterregionen A, B und C variieren innerhalb beider Familien in ähnlichem Umfang und unterscheiden sich zwischen ihnen wenig (Tab. 2, 3). Zu den verschiedenen Schuppenmustern s. Abb. 6, 7.

*Crateromys* (Phloemyinae) fällt dabei durch eine relativ kurze Basisregion A aus dem Variationsbereich der mitteleuropäischen Murinae etwas heraus, wogegen *Cricetus* (Cricetinae) mitten in dem für die Microtinae abgesteckten Bereich liegt (Tab. 3). Bei den Wollhaaren ist der Basisanteil relativ etwas länger als in den Grannenhaaren, ebenso der Übergangsbereich B.

*Tabelle 2*

**Anteile der Schuppenmustertypen an einem Grannenhaar**

n = Anzahl je Art untersuchter Haare

| Art | n | Haarlänge (mm) | % der Länge der Musterregion an der Haarlänge A | B | C |
|---|---|---|---|---|---|
| *R. r.* | 12 | 13,0 | 61,7 | 3,3 | 35,0 |
| *R. n.* | 8 | 11,3 | 62,3 | 3,8 | 33,9 |
| *A. a.* D. | 20 | 5,9 | 53,7 | 5,2 | 41,1 |
| *A. a.* I. | 16 | 6,0 | 54,6 | 5,2 | 40,2 |
| *A. s.* | 15 | 7,2 | 59,0 | 4,9 | 36,1 |
| *A. f.* | 18 | 7,1 | 57,8 | 5,2 | 37,1 |
| *M. m.* | 17 | 6,4 | 56,8 | 7,3 | 35,9 |
| *Mi. m.* | 20 | 4,5 | 47,5 | 7,3 | 45,3 |
| *C. s.* | 10 | 19,8 | 45,8 | 3,9 | 50,3 |
| *C. g.* | 19 | 8,7 | 59,7 | 3,6 | 36,7 |
| *A. t.* | 11 | 8,5 | 62,3 | 4,6 | 32,5 |
| *P. s.* | 10 | 6,5 | 56,6 | 6,5 | 36,9 |
| *M. a.* | 14 | 6,7 | 50,0 | 6,0 | 44,0 |
| *M. ag.* | 15 | 9,0 | 56,8 | 3,5 | 39,6 |
| *M. n.* | 8 | 8,6 | 68,4 | 4,2 | 27,3 |
| *C. c.* | 18 | 13,0 | 59,7 | 4,2 | 36,2 |

*Tabelle 3*

**Anteile der Schuppenmuster an einem Haar in den hier untersuchten Unterfamilien der Muridae und Cricetidae**

Grannen- und Wollhaare

| Familie | Unterfamilie | Musterregion% Grannenhaare A | B | C | Wollhaare A | B | C |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Muridae | Murinae | 48–62 | 3–5 | 34–45 | 55–70 | 6–9 | 20–37 |
| | Phloemyinae | 46 | 4 | 50 | 70 | 6 | 39 |
| Cricetidae | Microtinae | 50–68 | 4–6 | 32–44 | 58–68 | 5–8 | 25–34 |
| | Cricetinae | 60 | 4 | 36 | 62 | 7 | 31 |

## Schuppendimensionen

Tab. 4 gibt Längen und Breiten der Cuticulaschuppen der Bereiche A und B wieder. In C sind die Schuppen bei allen untersuchten Arten ähnlich und etwa 5,6 $\mu$m breit und 2,5–5,3 $\mu$m lang und wurden daher nicht tabelliert. Zur Spitze hin kann die Länge in C auf 2,8 $\mu$m abnehmen, nach proximal sich bis 8,4 $\mu$m verlängern. Die Breite war hier allerdings nur in ganz wenigen Fällen meßbar.

Wie schon eingangs erwähnt, sind die Schuppen proximal (A) länger und schmäler als distaler (B u. C). Das Umgekehrte für den Vergleich von A und B gilt nur für *Crateromys schadenbergi* und für die Länge im Vergleich von A und B für *Cricetus cricetus.* Die drei *Apodemus*-Arten stimmen in basal langen Schuppen überein und weichen darin deutlich von

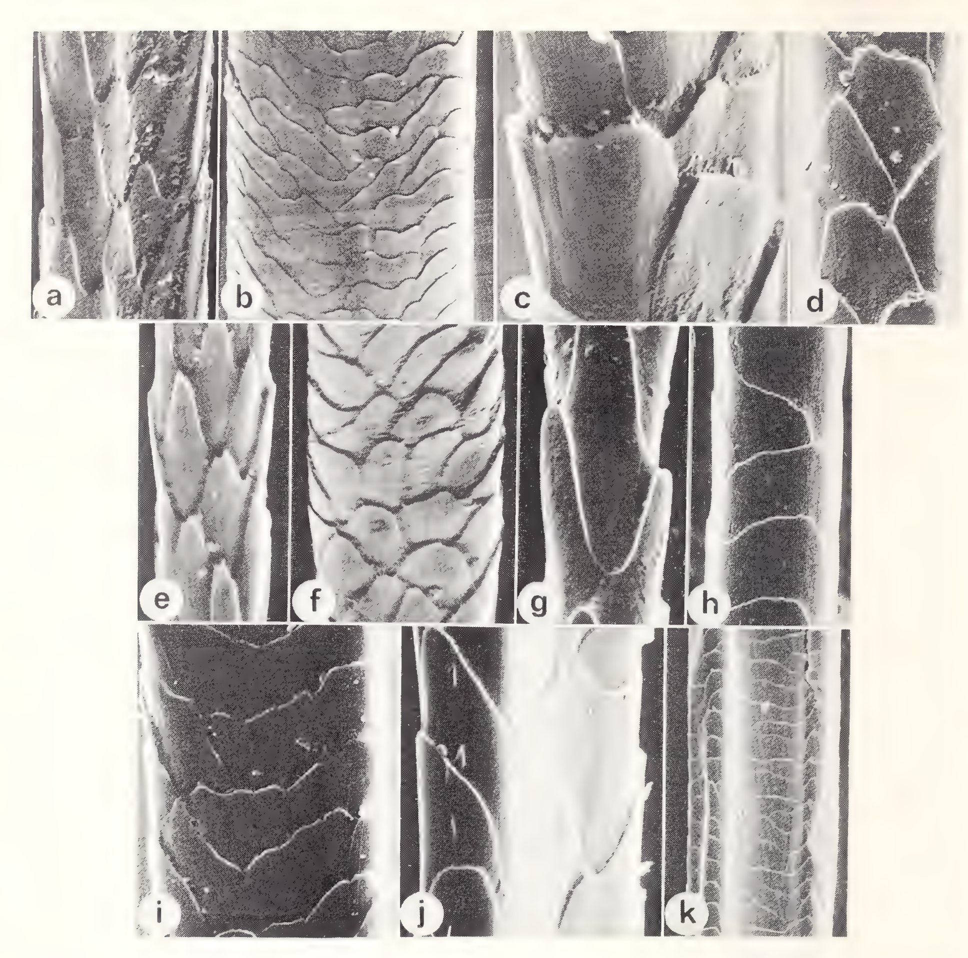



*Abb. 6.* Verschiedene REM-Aufnahmen, Muridae, Maßeinheiten unterschiedlich. Rinnenbildung bei *Rattus rattus* und *Apodemus flavicollis. a,b: Rattus rattus,* Grannenhaar, unterer – mittlerer Bereich (*a*) und oberer Bereich (*b*); *c,d: Apodemus agrarius* (Jugoslawien), Wollhaar, mittlerer Bereich (*c*) und unterer – mittlerer Bereich (*d*); *e, f: Apodemus sylvaticus,* Grannenhaar, unterer Bereich (*e*) mittlerer – oberer Bereich (*f*); *g, h: Micromys minutus,* Wollhaar, unterer Bereich (*g*) und oberer Bereich (*h*); *i*: *Mus musculus*, Grannenhaar, oberer Bereich; *j, k.: Apodemus flavicollis*, Grannenhaar, unterer Bereich (*j*) und oberer Bereich (*k*)

*Crateromys, Rattus* und *Mus* ab, ähneln darin aber *Micromys,* der die schmalsten Schuppen hat. Bei den Cricetiden variieren die basalen Schuppenlängen im gleichen Bereich und in der Gattung *Microtus* (einschließlich *Pitymys*) ebenso stark wie zwischen den verbleibenden Genera.

Die Schuppen der Wollhaare ähneln denen der Grannenhaare derselben Art, sind aber 1–2 $\mu$m kürzer. Bei *Cricetus cricetus* und *Crateromys schadenbergi* sind die Schuppen der Wollhaarbasis länger als die der Mitte und entsprechen damit der Norm bei den untersuchten Nagern, nicht den darin abweichenden Grannenhaaren dieser Arten.

*Tabelle 4*

**Schuppenmaße an Grannenhaaren**

n = Anzahl der vermessenenen Schuppen

| Art | n | Schuppenlänge (μm) Haarbasis | Schuppenlänge (μm) Haarmitte | Schuppenbreite (μm) Haarbasis | Schuppenbreite (μm) Haarmitte |
|---|---|---|---|---|---|
| *R. r.* | 15 | 31,6 | 28,6 | 11,2 | 16,2 |
| *R. n.* | 8 | 32,8 | 14,8 | 10,4 | 19,6 |
| *a. a.* D. | 25 | 37,5 | 16,5 | 9,8 | 15,1 |
| *A. a.* I. | 16 | 40,6 | 16,2 | 10,4 | 18,8 |
| *A. s.* | 15 | 38,4 | 18,8 | 9,5 | 23,8 |
| *A. f.* | 24 | 38,1 | 23,8 | 10,4 | 14,6 |
| *M. m.* | 20 | 30,5 | 19,9 | 16,8 | 19,6 |
| *Mi. m.* | 24 | 41,2 | 17,1 | 7,6 | 9,8 |
| *C. s.* | 10 | 21,6 | 30,8 | 13,8 | 9,2 |
| *C. g.* | 24 | 20,4 | 16,8 | | |
| *A. t.* | 16 | 41,2 | 20,2 | | |
| *P. s.* | 16 | 38,4 | 11,5 | | |
| *M. a.* | 16 | 28,0 | 18,6 | | |
| *M. ag.* | 16 | 26,3 | 21,6 | | |
| *M. n.* | 10 | 21,6 | 17,4 | | |
| *C. c.* | 18 | 25,5 | 30,2 | | |

*Tabelle 5*

**Anteile der Schuppenmuster an Haaren von Brandmäusen (Apodemus agrarius) aus Deutschland und Jugoslawien (Istrien)**

n = Anzahl untersuchter Haare

| Herkunft | n | Länge mm | Anteil des Mustertyps in % A | B | C |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Grannenhaare | | | |
| Deutschland | 20 | 5,9 | 53,7 | 5,2 | 41,1 |
| Jugoslawien | 16 | 6,0 | 54,6 | 5,2 | 40,2 |
| | | Wollhaare | | | |
| Deutschland | 20 | 4,4 | 60,1 | 6,9 | 33,0 |
| Jugoslawien | 16 | 5,8 | 60,5 | 5,7 | 33,8 |
| | | Deckhaare | | | |
| Deutschland | 20 | 5,8 | 56,7 | 5,6 | 37,7 |
| Jugoslawien | 15 | 6,2 | 57,3 | 6,8 | 35,9 |
| | | Leithaare | | | |
| Deutschland | 23 | 6,4 | 51,6 | 5,2 | 43,2 |
| Jugoslawien | 15 | 6,4 | 51,4 | 5,9 | 42,7 |

*Tabelle 6*

**Länge und Breite von Cuticulaschuppen in Haaren von Apodemus agrarius aus Deutschland und Jugoslawien (Istrien)**

n = Anzahl vermessener Schuppen

| Herkunft | n | Länge (μm) Haarbasis | Länge (μm) Haarmitte | Breite (μm) Haarbasis | Breite (μm) Haarmitte |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | Grannenhaare | | |
| Deutschland | 24 | 37,5 | 16,5 | 9,8 | 15,1 |
| Jugoslawien | 16 | 40,6 | 16,2 | 10,4 | 18,8 |
| | | | Wollhaare | | |
| Deutschland | 24 | 27,3 | 15,4 | 11,5 | 13,4 |
| Jugoslawien | 16 | 23,5 | 14,0 | 12,3 | 16,8 |
| | | | Deckhaare | | |
| Deutschland | 24 | 41,4 | 17,6 | 11,8 | 19,9 |
| Jugoslawien | 16 | 47,8 | 24,6 | 16,8 | 21,3 |
| | | | Leithaare | | |
| Deutschland | 24 | 37,5 | 19,3 | 14,0 | 20,2 |
| Jugoslawien | 16 | 47,8 | 25,2 | 16,8 | 10,2 |

## Apodemus agrarius

Istrische Brandmäuse haben erheblich längere Haare als deutsche. Um den Einfluß der Haardicke auf die Cuticulastruktur innerhalb einer Art abzuschätzen, wurden beide Populationen eingehender verglichen (Tab. 5, 6).

Die Musterregionanteile sind bei beiden Brandmausgruppen in allen vier Haartypen ähnlich. Zwischen den Haartypen variieren sie etwas. Beim längsten Haartyp, den Leithaaren, ist die nach dem Cuticulamuster abgegrenzte Spitzenregion relativ am längsten, bei dem kürzesten Haartyp, den Wollhaaren, relativ am kürzesten.

### *Schuppendimensionen*

Bei Grannen- und Wollhaaren ist kein großer Unterschied in der Schuppenlänge festzustellen. Die Breite der Schuppen ist jedoch bei den einheimischen Tieren etwas geringer.

Im Gegensatz dazu sind die Schuppen der Deck- und Leithaare bei den jugoslawischen Tieren bedeutend länger. Hier liegt die Schuppenbreite etwa im gleichen Bereich. Es besteht also durchaus ein erkennbarer Größenunterschied der Schuppen bei den einheimischen und den jugoslawischen Tieren, der auch mit der Gesamthaarbreite korreliert (Tab. 7). Hier liegen die Werte der istrischen Brandmäuse vor allem bei den Deck- und Leithaaren deutlich über denen der aus Deutschland stammenden Tiere.

## Furchungen bei den Haaren von Muridae und Cricetidae

Nach Toldt (1935) können starke Haare, Borsten und Stacheln abgeflacht und dann oft auch längsgefurcht sein. Meist findet sich nur eine Furche an der nach außen gekehrten Seite des Haares, bisweilen kommen aber auch mehrere Längsrinnen vor. Oft ist die Furchung auf

*Tabelle 7*

**Haarbreite bei Apodemus agrarius aus Deutschland und Jugoslawien (Istrien)**

n = Anzahl vermessener Haare

| Herkunft | n | Haarbasis | Haarmitte |
|---|---|---|---|
| | | Grannenhaare | |
| Deutschland | 15 | 24,3 | 26,1 |
| Jugoslawien | 10 | 26,6 | 32,2 |
| | | Wollhaare | |
| Deutschland | 15 | 19,6 | 22,4 |
| Jugoslawien | 10 | 23,8 | 29,4 |
| | | Deckhaare | |
| Deutschland | 15 | 69,1 | 72,8 |
| Jugoslawien | 10 | 134,4 | 126,0 |
| | | Leithaare | |
| Deutschland | 15 | 72,8 | 79,3 |
| Jugoslawien | 10 | 145,6 | 148,4 |

*Tabelle 8*

**Furchungen**

| | Furchung | | Bereich | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Art | 1-fach | 2-fach | oben | Mitte | unten |
| *R. r.* | × | | × | × | × |
| *R. n.* | × | | × | × | × |
| *A. a.* | × | × | × | × | |
| *A. s.* | × | × | × | × | |
| *A. f.* | × | × | × | × | × |
| *M. m.* | × | | × | × | |
| *Mi. m.* | × | | × | × | |
| *C. s.* | × | | × | × | |
| *C. g.* | × | × | × | × | |
| *P. s.* | × | × | × | × | |
| *M. ag.* | × | × | × | × | |
| *M. a.* | × | | × | × | |
| *M. n.* | × | | × | × | |
| *Ar. t.* | × | | × | × | |
| *C. c.* | × | | × | × | |

den apicalen Schaftteil beschränkt. Soricinae (Rotzahnspitzmäuse) haben nach VOGEL und KÖPCHEN (1978) je eine Furche beiderseits der Grannenhaare.

Bei allen untersuchten Arten der Muridae und Cricetidae wurde eine Furchung in irgendeiner Form auf der Unterseite bestimmter Haare gefunden. Ich untersuchte hauptsächlich die Grannenhaare, worauf sich auch die nachstehenden Beschreibungen beziehen. Wollhaare sind nicht gefurcht, wohl aber Deck- und Leithaare. Bei Grannenhaaren tritt die Fur-

chung meist erst im Apicalbereich auf, in einigen Fällen aber auch schon im mittleren oder sogar im unteren Schaftbereich, so z. B. bei *Rattus rattus* und *Rattus norvegicus*.

Bei *Apodemus agrarius* fand ich sowohl eine als auch zwei Furchen im oberen und mittleren Bereich. Das gleiche gilt für *Apodemus sylvaticus* und *Apodemus flavicollis* (Abb. 6j, k), wobei hier die Furchung schon fast auf ein H-Profil schließen lassen könnte, was aber nur durch Querschnitte zu beweisen wäre.

Bei *Mus musculus, Micromys minutus* und *Crateromys schadenbergi* liegt nur eine einfache Furchung vor.

Bei *Clethrionomys glareolus, Pitymys subterraneus* (Abb. 7d) und *Microtus agrestis* (Abb. 7e) findet sich wieder eine einfache Einsenkung und auch eine zweifache Furchung der Haarunterseite. Bei *Microtus arvalis, Microtus nivalis, Arvicola terrestris* (Abb. 7a, b, c) und *Cricetus cricetus* fand ich nur eine einfache Furchung. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß es auch hier zweifache Furchungen gibt.

Eine Übersicht ist in Tab. 8 zusammengestellt.

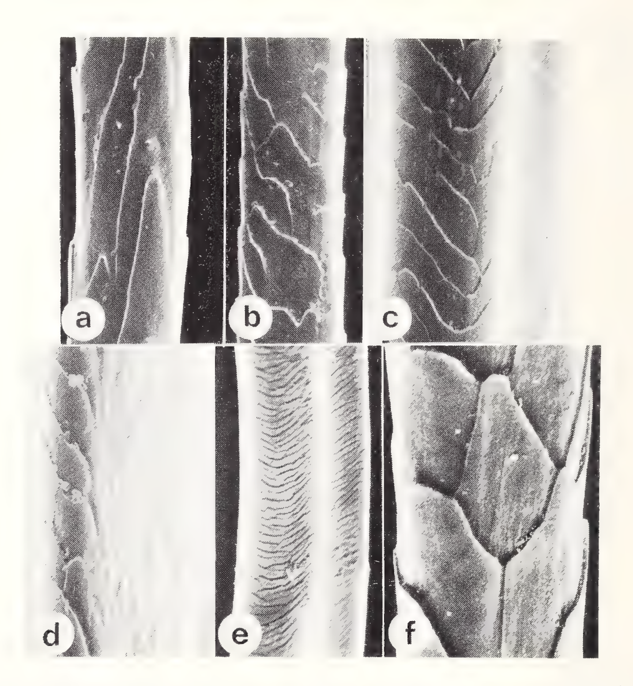



*Abb. 7.* Verschiedene REM-Aufnahmen, Cricetidae; Maßeinheiten unterschiedlich. Rinnenbildung bei *Apodemus flavicollis* und *Microtus agrestis*. *a, b, c* = *Arvicola terrestris*, Grannenhaar, unterer (*a*), mittlerer (*b*) und oberer (*c*) Bereich; *d* = *Pitymys subterraneus*, Grannenhaar, mittlerer Bereich; *e* = *Microtus agrestis*, Grannenhaar, oberer Bereich; *f* = *Cricetus cricetus*, Grannenhaar, unterer Bereich

## Diskussion

Die Literatur gibt zwar Haarlängen und -breiten verschiedener Arten an, nicht aber quantitative Daten zur Cuticulastruktur. Ebenso wurden verschiedene Schuppenmustertypen aufgestellt, es fehlen hier die genauen Dimensionen.

Es wurde festgestellt, daß bei einem Haar der basale und der distale Bereich immer verschiedene Schuppenmustertypen aufweisen. Der distale Schuppenmustertyp gehört bei allen untersuchten Arten und Haartypen dem Wellentyp an, d. h. das frei distale Ende der Schup-

pen erscheint wie eine Reihe von Wellen. Der basale Schuppenmustertyp, der auch meistens den größten Teil der Haarlänge einnimmt, ist unterschiedlich. Bei den Muriden findet man eine blumenblattförmige Anordnung der Schuppen, bei den Cricetiden eine unregelmäßige wellenförmige. Basales und distales Muster sind stets durch ein kurzes Übergangsmuster verbunden, das jedoch als Unterscheidungsmerkmal keine Rolle spielt.

Wichtig in dieser Hinsicht ist wohl hauptsächlich das basale Muster. Unabhängig vom eigentlichen Mustertyp sind die Schuppen der basalen Region immer lang und schmal, die der distalen kurz und breit. Das mag vielleicht mit der Haardicke zusammenhängen, die von der Basis zur Spitze hin zunimmt. Bei Wollhaaren allerdings variiert die Haardicke an jeder Knickstelle, ohne daß eine Änderung der Schuppengröße eintritt.

Selbst bei im Prinzip gleichem Schuppenmuster können die Schuppen eine individuelle Form zeigen. So sind die Schuppen der Basisregion bei den drei *Apodemus*-Arten übereinstimmend lang und schmal. Extrem lang und schmal sind die Schuppen bei *Micromys minutus,* die Haare selbst sind jedoch recht kurz und sehr fein. *Micromys* nimmt insofern eine Sonderstellung in der Familie ein.

Eine Ausnahme in der Familie der Muridae bildet *Crateromys schadenbergi.* Hier liegt zwar das gleiche Schuppenmuster wie bei allen anderen Arten dieser Familie vor, es gibt jedoch Besonderheiten bei der Verteilung der Schuppenmuster und der Schuppengröße. Muster A der Basisregion besetzt einen kürzeren Abschnitt als Muster C der Apicalregion. Bei allen anderen untersuchten Tieren ist es umgekehrt. Bei den Grannenhaaren sind die Schuppen der mittleren Region B länger als die der unteren, was ebenfalls bei allen anderen Muriden nicht der Fall ist.

Letzteres trifft auch für *Cricetus cricetus* zu, der damit ebenfalls vom normalen Bild der Familie der Cricetiden abweicht.
In beiden Fällen wird die systematische Sonderstellung dieser Arten, die abweichenden Unterfamilien zugerechnet werden, bestätigt. Die oben beschriebenen Besonderheiten könnten aber auch mit der Gesamthaarlänge zusammenhängen, da *Crateromys* und *Cricetus* unter den betrachteten Arten die längsten Haare aufweisen.

Anhand der Oberflächenstruktur sind also doch, wenn auch nur geringfügige Unterschiede festzustellen, die eventuell bei der Zuordnung zu einer bestimmten Gattung oder Familie behilflich sein könnten.

Bedeutsam könnte hierfür auch die Rinnenbildung bei Haaren sein. Diese Haarfurchung, die stets im oberen, meistens im mittleren und manchmal auch im unteren Haarbereich vorkommt, wurde bei allen Arten der beiden Familien gefunden.

## Danksagung

Herr Prof. Dr. J. Niethammer hat die Bälge zur Verfügung gestellt und durch seine Kritik einen wertvollen Beitrag geleistet. Herr Prof. Dr. W. Kloft und Herr Prof. Dr. G. Kneitz ermöglichten mir die Anfertigung der rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen. Den drei Herren möchte ich an dieser Stelle herzlich danken.

## Zusammenfassung

Untersucht wurde die Oberflächenstruktur der Haare des Hinterrückens von 7 Muriden- und 7 Cricetiden-Arten an insgesamt 33 Bälgen. Die Anordnung der Schuppen, die prozentuale Verteilung der Schuppenmuster an einem Haar und die Schuppengröße zeigen Unterschiede zwischen beiden Familien.

Ein Haar besitzt drei verschiedene Schuppenmustertypen, deren prozentualer Anteil an einem Haar im Prinzip bei allen Arten und Haartypen gleich ist. Die Größe der Schuppen variiert bei den einzelnen Arten. In der Regel sind die Schuppen im unteren Bereich lang und schmal und werden zur Spitze hin immer kürzer und breiter. Die Schuppengröße ist unabhängig von Haarlänge oder -dicke.

Von *Apodemus agrarius* wurden deutsche und jugoslawische Tiere untersucht. Bei Schuppenmuster und Verteilung der Schuppenmuster an einem Haare konnte kein Unterschied festgestellt werden. Die Schuppengrößen allerdings entsprechen sich nicht.

Bei allen untersuchten Arten wurden ein- oder zweifache Furchungen der Haarunterseite bei Grannen-, Deck- und Leithaaren gefunden. Wollhaare sind nicht gefurcht.

**Literatur**

Brunner, H.; Coman, B. (1974): The Identification of Mammalian Hair. Melbourne: Inkata Press.
Short, H. L. (1978): Analysis of Cuticular Scales on Hairs using the Scanning Electron Microscope. J. Mammalogy **59**, 261–268.
Toldt, K. (1935): Aufbau und natürliche Färbung des Haarkleides der Wildsäugetiere. Leipzig: Deutsche Ges. Kleintier- und Pelztierzucht.
— (1912): Beiträge zur Kenntnis der Behaarung der Säugetiere. Zool. Jb. (Systematik) **33**, 9–86.
Vogel, P.; Köpchen, B. (1978): Besondere Haarstrukturen der Soricidae und ihre taxonomische Deutung. Zoomorphologie **89**, 47–56.
Wussow, J. (1968): Das Haarkleid der Bisamratte. Berlin.

*Anschrift der Verfasserin:* Monika Trapp, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D – 5300 Bonn

# Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung Apodemus (Mammalia, Rodentia)[1,2]

Von H. Gemmeke

*Zoologisches Institut der Universität Bonn*

*Eingang des Ms. 28. 2. 1980*

**Abstract**

*Protein variation and taxonomy in the genus Apodemus (Mammalia, Rodentia)*

Studied were electrophoretic variations of isoproteins in the genus *Apodemus (A. sylvaticus, A. flavicollis, A. mystacinus, A. agrarius)* in order to permit a correct determination of questionable specimens and to determine the genic relationship among species in *Apodemus* and among populations in *A. sylvaticus*. Of the eleven gene loci investigated four were completely different between *A. sylvaticus* and *A. flavicollis*, five between *A. sylvaticus* and *A. mystacinus*, nine between *A. sylvaticus* and *A. agrarius*. From genic differences a phenogram of similarity was calculated by cluster analysis of similarity coefficients (Rogers) that was in accordance with a phenogram based on morphology. Three populations from the European mainland and two insular populations of *A. sylvaticus* were studied by the same method. Correlations between genic similarity and geographic distance were found. Genic variability was lower in the isolated population of the small island of Mellum than in others.

## Einleitung

Biologische Stammbäume wollen die verwandtschaftlichen Beziehungen von Lebewesen in einem hierarchischen System veranschaulichen. In der Vergangenheit wurde der Grad der Verwandtschaft vor allem aus der morphologischen Ähnlichkeit erschlossen. Man setzte voraus, daß die Ähnlichkeit homologer Strukturen die genetische Verwandtschaft widerspiegelt. Mit dem Vergleich homologer Proteine, die wesentlich genauer Rückschlüsse auf

[1] Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Hohen Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelm-Universität zu Bonn.
[2] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4506-0348 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 348–365
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468/InterCode: ZSAEA 7

den Genotyp erlauben, da sie unmittelbare Genprodukte darstellen, können die Ergebnisse der morphologischen Klassifikation überprüft und ungeklärte Fragen gelöst werden. In den letzten Jahren hat die Verwendung von Isoproteinen für die Klärung taxonomischer Fragen wie die Schätzung verwandtschaftlicher Abstände oder die Trennung morphologisch ähnlicher Arten auch bei Säugetieren Eingang gefunden (Selander et al. 1971; Patton et al. 1972; Britton and Thaler 1978; u. a.). Das Verfahren soll hier zur Beantwortung taxonomischer Fragen in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia) herangezogen werden.

Die Gattung *Apodemus* Kaup, 1829 enthält in Europa fünf zum Teil schwer unterscheidbare Arten, die nach morphologischen Merkmalen eine abgestufte Ähnlichkeit zeigen. Die beiden Arten Wald- und Gelbhalsmaus *(A. sylvaticus* und *A. flavicollis)* ähneln sich so sehr, daß Einzeltiere in bestimmten Arealteilen morphologisch nicht sicher determinierbar sind. Die Frage, ob dies auf Introgression oder zufälliger Ähnlichkeit beruht, wurde ausführlich diskutiert (Übersicht bei Niethammer 1968).

Innerhalb der Gattung *Apodemus* in Europa sollen die beiden Fragen geklärt werden:

1. Welche relative verwandtschaftliche Beziehung besteht zwischen den Arten?
2. Wie können morphologisch schwer bestimmbare Individuen sicher identifiziert werden, um zwischen der Alternative Introgression oder zunehmende Artähnlichkeit zu unterscheiden?

## Material und Methode

Die Mäuse wurden an verschiedenen Orten der Bundesrepublik, in Österreich, Frankreich und Italien in Lebendfallen gefangen und zunächst in Zuchtkäfigen (Makrolon) gehalten. Insgesamt konnten 147 Tiere aus 11 Populationen von 4 Arten von *Apodemus* untersucht werden (Tab. 1).

*Tabelle 1*

**Herkunft und Anzahl der Apodemus-Individuen, die auf Isoproteine untersucht wurden**

| Art | Anzahl | Population |
|---|---|---|
| *A. sylvaticus* | 20 | Bonn (Kottenforst) |
| *A. sylvaticus* | 26 | Bad Driburg (Ostwestfalen) |
| *A. sylvaticus* | 15 | Neusiedler See (Österreich) |
| *A. sylvaticus* | 31 | Mellum (Wesermündung) |
| *A. sylvaticus* | 3 | Cevennen (Süd-Frankreich) |
| *A. sylvaticus* | 3 | Chamonix (Süd-Frankreich) |
| *A. sylvaticus* | 2 | Porto Covo (Alentejo, Portugal) |
| *A. sylvaticus* | 10 | Luogosanto (Sardinien) |
| *A. flavicollis* | 23 | Bonn (Kottenforst) |
| *A. mystacinus* | 2 | Mostar (Herzegowina, Jugoslawien) |
| *A. agrarius* | 12 | Bad Driburg (Ostwestfalen) |

Zur Lösung der eingangs gestellten Fragen wurden anhand morphologisch einwandfrei bestimmter Tiere artspezifische Isoproteinmuster ermittelt. Morphologisch nicht sicher determinierbare Individuen wurden nach diesen Mustern bestimmt. Die Ermittlung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Arten und Populationen erfolgte durch die Berechnung der Ähnlichkeitskoeffizienten (nach Rogers 1972) und deren graphische Darstellung im Phänogramm mit Hilfe der ,,ungewichteten Paargruppenmethode" (UPGMA-Methode) nach Sokal and Sneath (1973).

Die Bestimmung der Arten erfolgte nach den üblichen morphologischen Kriterien (Niethammer und Krapp 1978). Die Gewebebereitung für die elektrophoretischen Untersuchungen wurde nach den üblichen biochemischen Präparationsmethoden durchgeführt. Als Elektrophoresegel diente Polyacrylamid (PAA) ,,Cyanogum" von der Fa. Serva. Insgesamt wurden 16 Genloci, die 12 Enzyme und 3 Strukturproteine kodieren, untersucht. Sie sind in der folgenden Liste mit entsprechenden Arbeiten über beobachtete Allelvariation aufgeführt.

Laktat-Dehydrogenase 1 ($LDH_1$), EC 1.1.1.27
Laktat-Dehydrogenase 2 ($LDH_2$), EC 1.1.1.27

Malat (NAD)-Dehydrogenase (MDH(NAD)), EC 1.1.1.37, cytoplasmatisch (Shows et al. 1970)
Malat (NADP)-Dehydrogenase (MDH(NADP)), EC 1.1.1.40, cytoplasmatisch, (Shows et al. 1970)
NADP-Isocitrat-Dehydrogenase 1 ($IDH_1$), EC 1.1.1.42, cytoplasmatisch, (Henderson 1968)
NADP-Isocitrat-Dehydrogenase 2 ($IDH_2$), mitochondrial, $\alpha$-Glycerophosphat-Dehydrogenase ($\alpha$-GPD), EC 1.1.1.6
6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD), EC 1.1.1.44
Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase (G-6-PD), EC 1.1.1.49
Hexose-6-Phosphat-Dehydrogenase (H-6-PD), (Ruddle et al. 1968)
Glutamat-Oxalacetat-Transaminase 1 ($GOT_1$), EC 2.6.1.1, cytoplasmatisch, (De Lorenzo and Ruddle 1970)
Glutamat-Oxalacetat-Transaminase 2 ($GOT_2$), mitochondrial
Indophenol-Oxidase (Superoxid-Dismutase) (IPO), EC 1.15.1.1 (Brewer 1967)
Albumin (Al)
Post-Albumin (PA)
Transferrin (Tf) (Cohen 1960)

$IDH_1$ und $IDH_2$ wurden mit der kontinuierlichen Elektrophorese nach Stegemann (1977) dargestellt, die übrigen Proteine mit der Disk-Elektrophorese nach Maurer (1968) (Gelsystem Nr. 1). Die Trennung der Proteine erfolgte 4 Std. (20 V/cm) anodal, die Färbung der Proteine Al, PA, Tf nach Stegemann (1977), die Färbung der Enzyme nach Scholl (mdl): $IDH_1$, $IDH_2$, MDH(NAD), GOT, $\alpha$-GPD, $LDH_1$, $LDH_2$, 6-PGD, nach Ayala (1972): MDH(NADP)), nach Shaw and Prassad (1970): IPO, nach Selander (1971): G-6-PD.

*Tabelle 2*

**Einige Maße der untersuchten Tiere aus der Gattung Apodemus**

Minimum und Maximum jeweils in Klammern unter dem Mittelwert. Die oZr wurden an allen, die übrigen Maße nur an den Tieren der AG 3–5 (Mellum u. Bad Driburg 2–5) nach Felten (1952) gemessen

| Herkunft | Kr | n | Hf | n | Cbl | n | oZr | n |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *A. sylvaticus* | | | | | |
| Bonn | 86 | 12 | 22,5 | 12 | 23,29 | 12 | 3,85 | 18 |
| | (80–91) | | (22,3–23,8) | | (22,2–24,0) | | (3,5–4,0) | |
| Bad Driburg | 90,8 | | 21,8 | | 23,10 | | 3,70 | |
| | (81–98) | 26 | (20,5–23,4) | 26 | (22,0–24,4) | 26 | (3,4–4,0) | 26 |
| Neusiedler | 89,9 | | 21,0 | | 22,50 | | 3,60 | |
| See | (75–95) | 9 | (20,0–22,0) | 9 | (20,6–24,0) | 7 | (3,3–3,9) | 15 |
| Mellum | 89,9 | | 21,8 | | 22,90 | | 3,80 | |
| | (80–97) | 31 | (20,0–23,5) | 31 | (21,5–24,6) | 31 | (3,5–4,0) | 31 |
| Cevennen | 96,7 | | 21,3 | | 24,60 | | 3,5 | |
| | (94–99) | 3 | (20,6–22,4) | 3 | (24,2–24,8) | 3 | (–) | 2 |
| Chamonix | 96,0 | | 22,8 | | 23,7 | | 3,95 | |
| | (94–100) | 3 | (22,0–24,1) | 3 | (22,9–24,6) | 3 | (3,9–4,0) | 3 |
| Porto Covo | 94 | | – | | 25,3 | | 4,10 | |
| | 100 | 2 | 24,3 | 2 | 25,1 | 2 | 3,80 | 2 |
| Luogosanto | 93,8 | | 22,3 | | 23,92 | | 3,90 | |
| | (90–96) | 5 | (21,6–22,9) | 5 | (22,9–25,5) | 5 | (3,8–4,0) | 10 |
| | | | *A. flavicollis* | | | | | |
| Bonn | 100,0 | | 24,8 | | 25,4 | | 4,0 | |
| | (87–107) | 21 | (22,4–26,9) | 21 | (22,7–27,3) | 21 | (3,8–4,2) | 23 |
| | | | *A. agrarius* | | | | | |
| Bad Driburg | 90,3 | | 19,1 | | 22,5 | | 3,68 | |
| | (75–100) | 9 | (17,8–20,0) | 9 | (21,1–23,3) | 9 | (3,5–3,7) | 12 |
| | | | *A. mystacinus* | | | | | |
| Mostar | 118 | | 26,9 | | 30,0 | | 4,9 | |
| | 95 | 2 | 26,0 | 2 | 26,2 | 2 | 4,9 | 2 |

## Ergebnisse

### Morphologische Ergebnisse

Die meisten Tiere konnten nach Fellzeichnung und Körpermaßen eindeutig bestimmt werden. In Tab. 2 sind die Extrem- und Mittelwerte der Körper- und Schädelmaße von jeder Art und Population aufgeführt. Sie stimmen gut mit entsprechenden Vergleichswerten aus der Literatur überein (Niethammer und Krapp 1978).

*A. agrarius* ließ sich auf Grund des schwarzen Aalstrichs, der Supraorbitalleisten am Schädel, fehlender t 3 am $M^2$ und der kleinen behaarten Ohren gut bestimmen. Die zwei Felsenmäuse waren durch die grauweiße Rückenzeichnung, die weiße Bauchfärbung und die Größe (z. B. oZr > 4,5) ausreichend charakterisiert. Nur einige Wald- und Gelbhalsmäuse waren nicht eindeutig der entsprechenden Art zuzuordnen. Die Tiere mit den Nummern 1 und 26 (Tab. 3) besaßen zwar eine typische Gelbhalsmaus-Färbung (runder Kehlfleck, scharfe Flankentrennlinie zwischen Rücken- und Bauchfärbung), jedoch Hinterfußlängen (Hf 23,5 und 22,5 mm), die eher denen von *A. sylvaticus* entsprechen. Dagegen sahen zwei Tiere (Nr. 113 und 135) wie Waldmäuse aus (runder aber verwaschener Kehlfleck). Die Körpermaße allerdings entsprachen eher denen von Gelbhalsmäusen (Nr. 113 Kr 96 mm, Hf 24 mm; Nr. 135 Kr 100 mm, Hf 24,1 mm). Besonders die zwei Mäuse aus Portugal (Nr. 70 und 71) ähnelten im Vergleich zu einheimischen Tieren eher *A. flavicollis:* Fellzeichnung wie bei Gelbhalsmäusen (aber runder Kehlfleck), Kr 94 und 100 mm, Hf 24,3 mm (Hf beim zweiten Tier wegen Beschädigung nicht vorhanden). Da in Süd-Europa *A. sylvaticus* in den Körpermaßen und im Aussehen *A. flavicollis* ähnlicher wird (Niethammer und Krapp 1978), und außerdem in Portugal, dem Fangland der beiden Mäuse, bisher noch keine Gelbhalsmäuse nachgewiesen werden konnten, wurden beide Tiere zunächst als *A. sylvaticus* eingestuft.

*Tabelle 3*

**Schädelmaße nicht eindeutig bestimmbarer Wald- und Gelbhalsmäuse**

| Nr. | Kr | Hf | Dia | Fori | uZr | oZr | $I^1$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 95 | 22,5 | 7,5 | 5,4 | 4,0 | 3,8 | 1,55 |
| 26 | 102 | 23,3 | 7,4 | 5,5 | 4,0 | 4,0 | 1,45 |
| 70 | 94 | – | 6,8 | 5,9 | 4,1 | 4,0 | 1,60 |
| 71 | 100 | 24,3 | 7,0 | 5,8 | 4,1 | 4,1 | 1,60 |
| 113 | 96 | 24,0 | 7,2 | 5,4 | 4,0 | 3,8 | 1,40 |
| 135 | 100 | 24,1 | 6,7 | 5,3 | 4,0 | 3,9 | 1,45 |

Zur Klärung der Artzugehörigkeit bestimmter Wald- und Gelbhalsmäuse können die Schädelmaße hinzugezogen werden. Für belgische Tiere hat Van der Straeten (1976) zwei Diskriminanzfunktionen zur Unterscheidung der Schädel von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* angegeben (hier übernommen von Niethammer und Krapp 1978).

Wenn Ober- und Unterkiefer vorhanden sind:

a. $K = -5{,}05\ a + 20{,}95\ b + 36{,}96\ c$

a: Fori; b: Länge der unteren Molarenreihe (uZr); c: Dicke $I_1$

Wenn $K > 98{,}7$, dann *A. flavicollis,* $K < 98{,}7$, dann *A. sylvaticus.*

Wenn nur Oberschädel vorhanden sind:

b. $K = -11{,}03\ a + 7{,}486\ b + 13{,}70\ c + 27{,}73\ d$

a: Fori; b: Dia; c: oZr; d: Dicke $I^1$.

Wenn $K > 79{,}88$, dann *A. flavicollis,* $K < 79{,}88$, dann *A. sylvaticus.* Die Schädel der nicht eindeutig bestimmten Tiere wurden mit diesen Diskriminanzfunktionen untersucht (Tab. 4).

*Tabelle 4*

**Diskriminanzfunktionswerte einiger Apodemustiere**

| | Nr. 1 | 26 | 70 | 71 | 113 | 135 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $K_a$ | 116,12 | 111,92 | 115,44 | 114,48 | 107,64 | 110,45 |
| $K_b$ | 94,31 | 90,24 | 85,50 | 85,10 | 85,18 | 88,74 |

Die errechneten Werte von $K_a$ sind bei allen Tieren größer als 98,7, die Werte von $K_b$ größer als 79,88. Da die Grenzwerte von *A. sylvaticus* zu *A. flavicollis* überschritten sind, wären alle Tiere als Gelbhalsmäuse einzustufen. Die Vergleiche der Körpermaße und Fellmerkmale haben aber gezeigt, daß wahrscheinlich nur zwei Mäuse (Nr. 1 und 26) zu *A. flavicollis* gehören. Das Bestimmungsergebnis bleibt damit fraglich. Eine endgültige Klärung soll daher durch den Vergleich von Isoproteinen erreicht werden.

## Biochemische Ergebnisse

### *Artbestimmung*

Zur Unterscheidung der vier Apodemusarten wurden 10 Proteine, die von 11 Genorten kodiert werden, untersucht. Die unter Standard-Versuchsbedingungen gemessenen elektrophoretischen Mobilitäten der einzelnen Proteine (überwiegend Enzyme) sind in Tab. 5 wiedergegeben. In der Spalte Genotyp stehen unter Proteinlocus jeweils die Allele mit ihren Wanderungsstrecken bezogen auf das Allel mit der längsten Strecke (= 100). Die Allelfrequenz gibt an, mit welcher Häufigkeit das Allel des betreffenden Genlocus bei den einzelnen Arten in Erscheinung tritt. Proteine ohne elektrophoretische Variabilität (monomorph) haben die Allelfrequenz 1,00 (100%).

*Tabelle 5*

**Genetische Variabilität der 4 Apodemusarten**

| | | Genotyp | | | | | | | | | Allelfrequenz | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Proteinlocus: Malat(NADP)-Dehydrogenase MDH(NADP) | | | | | | | | | MDH(NADP) | | | | |
| Art | Anzahl Tiere | aa 100 | bb 93 | cc 77 | dd 73 | ab | bc | ee 60 | ff 50 | df | a | b | c | d | e |
| *A. sylvaticus* | 106 | | 105 | | | | 1 | | | | | 0,99 | 0,01 | | |
| *A. flavicollis* | 23 | | | | 18 | | | | 3 | 2 | | | | 0,82 | |
| *A. mystacinus* | 2 | 2 | | | | | | | | | 1,00 | | | | |
| *A. agrarius* | 12 | | | | | | | 12 | | | | | | | 1,0 |
| | | Proteinlocus: Malat(NAD)-Dehydrogenase MDH(NAD) | | | | | | | | | MDH(NAD) | | | | |
| | | aa 100 | bb 95 | | | | | | | | a | b | | | |
| *A. sylvaticus* | 106 | 105 | | | | | | | | | 1,00 | | | | |
| *A. flavicollis* | 23 | 23 | | | | | | | | | 1,00 | | | | |
| *A. mystacinus* | 2 | 2 | | | | | | | | | 1,00 | | | | |
| *A. agrarius* | 12 | | 12 | | | | | | | | | 1,00 | | | |

*Tabelle 5 (Fortsetzung)*

| Art | Anzahl Tiere | Genotyp: Proteinlocus: Indophenol-Oxidase IPO | | | Allelfrequenz IPO | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | aa 100 | bb 78 | cc 61 | a | b | c |
| *A. sylvaticus* | 106 | | 106 | | | 1,00 | |
| *A. flavicollis* | 23 | | | 23 | | | 1,00 |
| *A. mystacinus* | 2 | | | 2 | | | 1,00 |
| *A. agrarius* | 12 | 12 | | | 1,00 | | |

| Art | Anzahl Tiere | Proteinlocus: (NADP) Isocitrat-Dehydrogenase $IDH_1$ | | | | | | $IDH_1$ | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | aa 100 | bb 89 | cc 86 | dd 84 | ee 78 | ce | a | b | c | d | e |
| *A. sylvaticus* | 106 | | | | | 101 | 5 | | | 0,02 | | 0,98 |
| *A. flavicollis* | 23 | | 23 | | | | | | 1,00 | | | |
| *A. mystacinus* | 2 | | | | | | | | | | 1,00 | |
| *A. agrarius* | 12 | 12 | | | | | | | | 1,00 | | |

| Art | Anzahl Tiere | Proteinlocus: (NADP)Isocitrat-Dehydrogenase $IDH_2$ | | $IDH_2$ | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | aa 100 | bb 92 | a | b |
| *A. sylvaticus* | 106 | 106 | | 1,00 | |
| *A. flavicollis* | 23 | 23 | | 1,00 | |
| *A. mystacinus* | 2 | 2 | | 1,00 | |
| *A. agrarius* | 12 | | 12 | | 1,00 |

| Art | Anzahl Tiere | Proteinlocus: α-Glycerophosphat-Dehydrogenase α-GPD | | | | | α-GPD | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | aa 100 | bb 97 | cc 94 | dd 82 | ad | a | b | c | d |
| *A. sylvaticus* | 106 | 1 | | | 94 | 11 | 0,06 | | | 0,94 |
| *A. flavicollis* | 23 | | | | 23 | | | | 1,00 | |
| *A. mystacinus* | 2 | | | 2 | | | | | 1,00 | |
| *A. agrarius* | 12 | | 12 | | | | | 1,00 | | |

| Art | Anzahl Tiere | Proteinlocus: Glutamat-Oxalacetat-Transaminase $GOT_1$ | | $GOT_1$ | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | aa 100 | bb 77 | a | b |
| *A. sylvaticus* | 106 | 106 | | 1,00 | |
| *A. flavicollis* | 23 | 23 | | 1,00 | |
| *A. mystacinus* | 2 | 2 | | 1,00 | |
| *A. agrarius* | 12 | | 12 | | 1,00 |

| Art | Anzahl Tiere | Proteinlocus: Laktat-Dehydrogenase $LDH_1$ | | $LDH_1$ | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | aa 100 | bb 85 | a | b |
| *A. sylvaticus* | 106 | 106 | | 1,00 | |
| *A. flavicollis* | 23 | 23 | | 1,00 | |
| *A. mystacinus* | 2 | 2 | | 1,00 | |
| *A. agrarius* | 12 | | 12 | | 1,00 |

Tabelle 5 (Fortsetzung)

| | | Genotyp | | | Allelfrequenz | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Proteinlocus: Laktat-Dehydrogenase $LDH_2$ | | | $LDH_2$ | |
| Art | Anzahl Tiere | aa 100 | bb 60 | | a | b |
| *A. sylvaticus* | 106 | | 106 | | | 1,00 |
| *A. flavicollis* | 23 | | 23 | | | 1,00 |
| *A. mystacinus* | 2 | 2 | | | 1,00 | |
| *A. agrarius* | | | 12 | | | 1,00 |
| | | Proteinlocus: 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase 6-PGD | | | 6–PGD | |
| | | aa 100 | bb 91 | ab | a | b |
| *A. sylvaticus* | 106 | 106 | | | 1,00 | |
| *A. flacicollis* | 23 | 14 | 2 | 7 | 0,76 | 0,24 |
| *A. mystacinus* | 2 | 2 | | | 1,00 | |
| *A. agrarius* | 12 | 11 | | 1 | 0,96 | 0,04 |
| | | Proteinlocus: Albumin Al | | | Al | |
| | | aa 100 | bb 96 | | a | b |
| *A. sylvaticus* | 106 | 106 | | | 1,00 | |
| *A. flavicollis* | 23 | | 23 | | | 1,00 |
| *A. mystacinus* | 2 | 2 | | | 1,00 | |
| *A. agrarius* | 12 | | 12 | | | 1,00 |

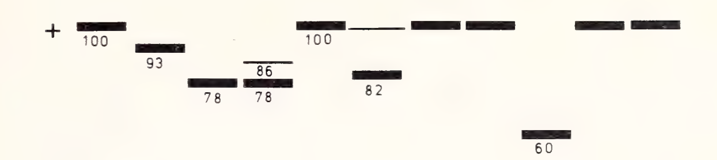
Tabelle 6

**Anzahl der unterschiedlichen Genloci bei 4 Arten der Gattung Apodemus**

| | *A. flavicollis* | *A. mystacinus* | *A. agrarius* |
|---|---|---|---|
| *A. sylvaticus* | 4 | 5 | 9 |
| *A. flavicollis* | | 5 | 9 |
| *A. mystacinus* | | | 10 |

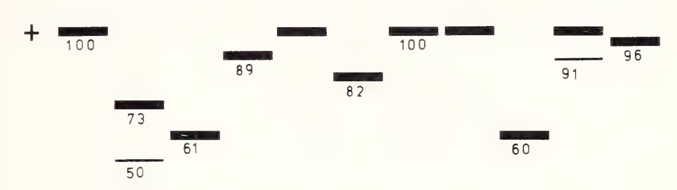
Aus der Variabilität der untersuchten Proteine sind deutliche Unterschiede zwischen den vier Apodemusarten zu erkennen. Tab. 6 gibt die Anzahl der differierenden Genloci wieder. In Abb. 1 sind die Mobilitäten der einzelnen Proteine für jede Spezies zu einem arteigenen Muster graphisch zusammengestellt. Nach diesem Proteinmuster, das auf morphologisch einwandfrei bestimmten Tieren basiert, können auch morphologisch nicht klar bestimmbare Individuen aus der Gattung *Apodemus* eindeutig der betreffenden Spezies zugeordnet werden.

Die anfangs genannten nicht eindeutig bestimmbaren Wald- oder Gelbhalsmäuse wurden so einwandfrei entweder als *A. sylvaticus* oder *A. flavicollis* erkannt. Die Tiere mit den Nummern 1 und 26 sind Gelbhalsmäuse, die mit den Nummern 113, 135 und die beiden Mäuse aus Portugal Nummer 70 und 71 sind Waldmäuse.



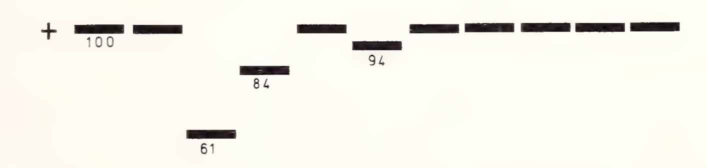

A. sylvaticus 0

MDH MDH (NADP) IPO IDH$_1$ IDH$_2$ α-GPD GOT$_1$ LDH$_1$ LDH$_2$ 6-PGD Al



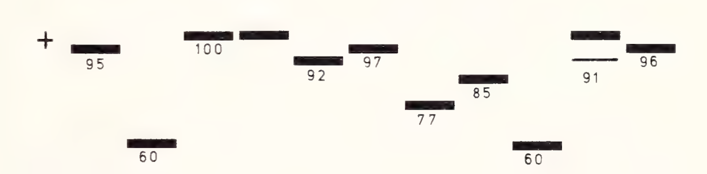

A. flavicollis 0

MDH MDH (NADP) IPO IDH$_1$ IDH$_2$ α-GPD GOT$_1$ LDH$_1$ LDH$_2$ 6-PGD Al




A. mystacinus 0

MDH MDH (NADP) IPO IDH$_1$ IDH$_2$ α-GPD GOT LDH$_1$ LDH$_2$ 6-PGD Al




A. agrarius 0

MDH MDH (NADP) IPO IDH$_1$ IDH$_2$ GPD GOT$_1$ LDH$_1$ LDH$_2$ 6-PGD Al

*Abb. 1.* Isoproteinmuster der 4 *Apodemus*arten

### *Genetischer Abstand zwischen den Arten*

Rietschel und Storch (1973/74) weisen auf die auffälligen Abweichungen in den Körpermaßen und Zahnstrukturen von *A. mystacinus* hin und möchten die Felsenmäuse daher in eine eigene Untergattung stellen. Der Vergleich der Isoproteine bringt dies nicht deutlich zum Ausdruck. Während *A. flavicollis* zu *A. sylvaticus* in 4 Genorten differiert, unterscheidet sich *A. mystacinus* zu *A. sylvaticus* nur an 5 Genorten (Tab. 6). Die Felsenmäuse können danach wohl nicht als eigene Untergattung eingestuft werden. Wald- und Brandmaus, die zu verschiedenen Untergattungen gezählt werden, unterscheiden sich hingegen in 9 Genorten.

Zur Bestimmung der Ähnlichkeit müssen aus den vorliegenden Isoproteinunterschieden Abstände berechnet werden. Berücksichtigt man nur interspezifisch stets unterschiedliche Genloci (Tab. 5), so ergibt sich nach der „ungewichteten Paargruppenmethode" (UPGMA-Methode nach Sokal and Sneath 1973), wie sie in der numerischen Taxonomie üblich ist, folgende Reihenfolge:

*A. sylvaticus*: *A. flavicollis* = 4
*A. mystacinus*: *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* = 5
*A. agrarius* : *A. sylv.*, *A. flav.*, *A. mysta.* = 9,3

Die Abstände lassen sich in einem Phänogramm veranschaulichen (Abb. 2).

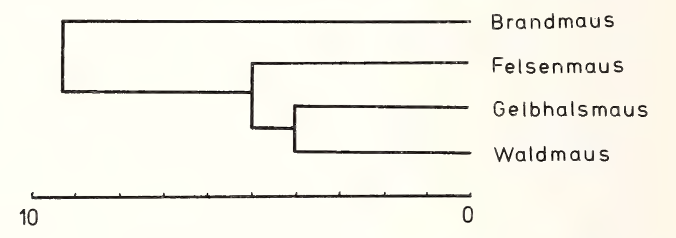



*Abb. 2.* Phänogramm der 4 *Apodemus*arten, errechnet aus den völlig verschiedenen Genloci nach UPGMA-Clusteranalyse

Den genetischen Unterschied zwischen Populationen beweisen nicht allein die völlig unterschiedlichen Allele. Auch unterschiedliche Frequenzen gleicher Allele tragen hierzu bei. Für die Berechnung der Ähnlichkeit unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Allelfrequenzen hat sich der Ähnlichkeitskoeffizient von Rogers (1972) gut bewährt.

$$D = \frac{1}{L}\sum_{i=1}^{L}\left[\frac{1}{2}\sum_{j=1}^{Ai}(P_{ijx}-P_{ijy})^2\right]^{\frac{1}{2}}$$

L = Anzahl der Genloci
Ai = Anzahl der Allele des i-ten Genortes
$p_{ijx}$ und $p_{ijy}$ = Frequenz des j-ten Allels am i-ten Genort der Population (Art) x und y.

Die genetischen Abstände D bzw. Ähnlichkeiten I (I = 1-D) zwischen den Arten sind in Tab. 7 aufgeführt.

*Tabelle 7*

**Ähnlichkeitsmaße I und Abstandsmaße D zwischen 4 Arten der Gattung Apodemus**

| $I^D$ | *A. sylvaticus* | *A. flavicollis* | *A. mystacinus* | *A. agrarius* |
|---|---|---|---|---|
| *A. sylvaticus* | | 0,351 | 0,413 | 0,750 |
| *A. flavicollis* | 0,649 | | 0,457 | 0,677 |
| *A. mystacinus* | 0,587 | 0,543 | | 0,837 |
| *A. agrarius* | 0,250 | 0,323 | 0,163 | |

Zwischen *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* ist die Ähnlichkeit mit I = 0,649 am größten (völlige Übereinstimmung I = 1, völlige Nichtübereinstimmung I = 0). Mit einem Ähnlichkeitskoeffizienten von 0,587 steht *A. mystacinus* in der genetischen Verwandtschaft zu *A, sylvaticus* nur wenig entfernter als *A. flavicollis. A. agrarius* ist mit I = 0,250 *A. sylvaticus* am wenigsten ähnlich. Mit Hilfe der Ähnlichkeitskoeffizienten lassen sich die genetischen Abstände zwischen den Arten wiederum in einem Phänogramm veranschaulichen (UPGMA-Methode) (Abb. 3). Gut sichtbar wird der große Unterschied zwischen *A. agrarius* und den 3 übrigen Arten. *A. mystacinus* steht den Arten *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* nahe.

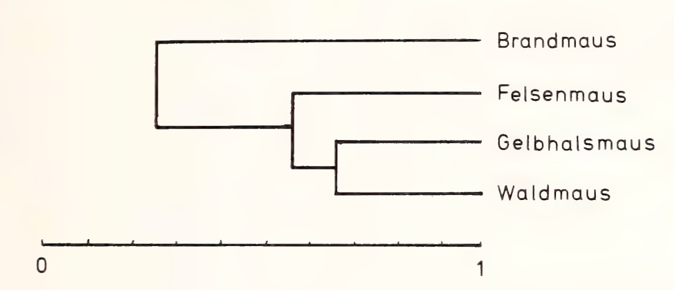



*Abb. 3.* Phänogramm der 4 *Apodemus*arten, errechnet aus den Ähnlichkeitskoeffizienten nach der UPGMA-Clusteranalyse

### *Innerartliche Variation und Gendrift bei A. sylvaticus*

Kleine, isolierte Populationen können sich relativ schnell infolge von Gendrift gegenüber den Ausgangspopulationen verändern. Dies sollte auch für Inselpopulationen von *A. sylvaticus* gelten (Mellum, Sardinien). Daher lag es nahe, mit Hilfe der Proteinelektrophorese die Bedeutung der Gendrift für das Genmuster isoliert lebender Waldmäuse zu überprüfen. Für die oben genannten Waldmauspopulationen wurde die Zahl der untersuchten Proteine auf 15 erhöht. Denn je größer die Zahl der variierenden Proteine ist, um so besser werden die Unterschiede zwischen den Populationen sichtbar. Von den 16 Genloci, die diese Proteine kodieren, sind 10 monomorph: MDH(NAD), $GOT_1$, $GOT_2$, $LDH_1$, $LDH_2$, G-6-PD, IPO, $IDH_2$, 6-PGD, Al. Polymorph in zwei bis fünf Allelen sind 6 Genloci.

Die Ergebnisse der elektrophoretischen Untersuchungen der Waldmauspopulationen sind in Tab. 8 aufgeführt.

Um festzustellen, wie weit Gendrift sich ausgewirkt hat, ist der Polymorphiegrad der Genloci und der Anteil der heterozygoten Genorte ein gutes Maß. Aus vergleichbaren Untersuchungen von isoliert lebenden Populationen anderer Säugetierarten ist bekannt, daß die Zahl ihrer polymorphen Proteine und heterozygoten Tiere stark abnimmt (Avise et al. 1974; Nevo 1973, 1978). Dies wird unter anderem zurückgeführt auf den Gründereffekt, der besagt, daß nur wenige Tiere mit ihrem spezifischen Genbestand eine genetisch gleiche Population begründen. In Tab. 9 sind Polymorphie und Heterozygotie der einzelnen Populationen widergegeben. Der Polymorphiegrad P ist der Anteil der polymorphen Genloci an der Gesamtzahl der untersuchten Genorte. Die Heterozygotie H pro Genort und pro Individuum wird bestimmt durch Zählen der heterozygoten Genloci pro Individuum dividiert durch die Anzahl der Genorte (Johnson and Selander 1971).

Die H- und P-Werte variieren zwischen den Populationen sehr stark. Das ist darauf zurückzuführen, daß 3 Populationen aus nur maximal 3 Tieren bestehen. Zufallsbedingte Allelauswahl ist dabei nicht auszuschließen. Außerdem stehen 2 Inselpopulationen zum Vergleich, deren H- und P-Werte bekanntlich stark abnehmen können. H variiert bei den großen Festlandspopulationen in den Grenzen von 0,034 bis 0,075. Das heißt, 3,4% der Gen-

*Tabelle 8*

**Genetische Variabilität der 8 Waldmauspopulationen**

| | | Genotyp | | | | | | | | | | | | | | | Allelfrequenz | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Proteinlocus: Post-Albumin (PA) | | | | | | | | | | | | | | | Post-Albumin (PA) | | | | |
| Population | Anzahl Tiere | aa<br>100 | bb<br>98 | cc<br>96 | dd<br>95 | ee<br>93 | ab | ad | bd | cd | de | be | ce | bc | ae | ac | PA-a | PA-b | PA-c | PA-d | PA-e |
| Bad Driburg | 26 | | 17 | | | | 2 | | 6 | | 1 | 1 | | | | | 0,04 | 0,81 | | 0,13 | 0,02 |
| Bonn | 20 | 1 | 11 | | | | | 1 | 1 | 1 | | 3 | 1 | 1 | | | 0,08 | 0,67 | 0,08 | 0,08 | 0,09 |
| Neusiedler See | 15 | | 10 | | 1 | | | | | 4 | | | | | | | | 0,80 | | 0,20 | |
| Cevennen | 3 | 1 | | | | | 1 | | | | | | | | 1 | | 0,66 | 0,17 | | | 0,17 |
| Chamonix | 3 | | | | | | | | | | | | | 2 | | 1 | 0,16 | 0,34 | 0,50 | | |
| Porto Covo | 2 | | | 2 | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | | |
| Luogosanto | 10 | | 10 | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | | | |
| Mellum | 31 | | 31 | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | | | |

| | | Proteinlocus: Transferrin (Tf) | | | | | | | | Transferrin (Tf) | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Population | Anzahl Tiere | aa<br>100 | bb<br>92 | cc<br>83 | dd<br>79 | ab | ad | cd | bd | Tf-a | Tf-b | Tf-c | Tf-d |
| Bad Driburg | 26 | 26 | | | | | | | | 1,00 | | | |
| Bonn | 20 | 16 | | | | 4 | | | | 0,90 | 0,10 | | |
| Neusiedler See | 15 | | 1 | 7 | | | 2 | 4 | 1 | 0,07 | 0,10 | 0,60 | 0,23 |
| Cevennen | 3 | 3 | | | | | | | | 1,00 | | | |
| Chamonix | 3 | 3 | | | | | | | | 1,00 | | | |
| Porto Covo | 2 | 2 | | | | | | | | 1,00 | | | |
| Luogosanto | 10 | | | 10 | | | | | | | | 1,00 | |
| Mellum | 31 | 31 | | | | | | | | 1,00 | | | |

| | | Proteinlocus: Malat (NADP)-Dehydrogenase | | | MDH(NADP) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Population | Anzahl Tiere | aa<br>100 | bb<br>90 | ab | a | b |
| Bad Driburg | 26 | 26 | | | 1,00 | |
| Bonn | 20 | 19 | | 1 | 0,97 | 0,03 |
| Neusiedler See | 15 | 15 | | | 1,00 | |
| Cevennen | 3 | 3 | | | 1,00 | |
| Chamonix | 3 | 3 | | | 1,00 | |
| Porto Covo | 2 | 2 | | | 1,00 | |
| Luogosanto | 10 | 10 | | | 1,00 | |
| Mellum | 31 | 31 | | | 1,00 | |

| | | Proteinlocus: α-Glycerophosphat-Dehydrogenase | | | (α-GPD) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Population | Anzahl Tiere | aa<br>100 | bb<br>90 | ab | a | b |
| Bad Driburg | 26 | | 23 | 3 | 0,07 | 0,93 |
| Bonn | 20 | | 19 | 1 | 0,03 | 0,97 |
| Neusiedler See | 15 | | 13 | 2 | 0,07 | 0,93 |
| Cevennen | 3 | | 3 | | | 1,00 |
| Chamonix | 3 | | 3 | | | 1,00 |
| Porto Covo | 2 | | 2 | | | 1,00 |
| Luogosanto | 10 | 1 | 4 | 5 | 0,35 | 0,65 |
| Mellum | 31 | | 31 | | | 1,00 |

*Tabelle 8 (Fortsetzung)*

| | | Genotyp | | | | | Allelfrequenz | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Proteinlocus: Hexose-6-Phosphat-Dehydrogenase | | | | | Hexose-6-PD | | | |
| | Anzahl Tiere | aa<br>100 | bb<br>95 | cc<br>91 | dd<br>86 | bd | a | b | c | d |
| Bad Driburg | 26 | 8 | 10 | 5 | 1 | 2 | 0,31 | 0,42 | 0,19 | 0,08 |
| Bonn | 20 | 3 | 7 | 10 | | | 0,15 | 0,35 | 0,50 | |
| Neusiedler See | 15 | 3 | 8 | 4 | | | 0,20 | 0,54 | 0,26 | |
| Cevennen | 3 | | 1 | 2 | | | | 0,33 | 0,67 | |
| Chamonix | 3 | | 2 | 1 | | | | 0,67 | 0,33 | |
| Porto Covo | 2 | | 2 | | | | | 1,00 | | |
| Luogosanto | 10 | 2 | 8 | | | | 0,20 | 0,80 | | |
| Mellum | 31 | | 11 | 20 | | | | 0,35 | 0,65 | |

| | | Proteinlocus: NADP-Isocitrat-Dehydrogenase | | | $IDH_1$ | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | aa<br>100 | bb<br>89 | ab | a | b |
| Bad Driburg | 26 | | 26 | | | 1,00 |
| Bonn | 20 | | 20 | | | 1,00 |
| Neusiedler See | 15 | | 10 | 5 | 0,17 | 0,83 |
| Cevennen | 3 | | 3 | | | 1,00 |
| Chamonix | 3 | | 3 | | | 1,00 |
| Porto Covo | 2 | | 2 | | | 1,00 |
| Luogosanto | 10 | | 9 | 1 | 0,05 | 0,95 |
| Mellum | 31 | | 31 | | | 1,00 |

*Tabelle 9*

**Genetische Variation der 8 Waldmauspopulationen**

| Population | Anzahl Tiere | Polymorphe Genloci pro Population P | Heterozygote Genloci pro Individuum H | Allele pro Genort |
|---|---|---|---|---|
| Bad Driburg | 26 | 0,188 | 0,034 | 1,63 |
| Bonn | 20 | 0,313 | 0,044 | 1,44 |
| Neusiedler See | 15 | 0,313 | 0,075 | 1,50 |
| Cevennen | 3 | 0,125 | 0,042 | 1,19 |
| Chamonix | 3 | 0,125 | 0,063 | 1,19 |
| Porto Covo | 2 | 0,0 | 0,0 | 1,00 |
| Luogosanto | 10 | 0,188 | 0,038 | 1,19 |
| Mellum | 31 | 0,063 | 0,0 | 1,06 |

orte der Bad Driburger Population, 4,1% der Bonner Population und 7,5% der Neusiedler See Population sind heterozygot. Untersuchungsergebnisse von anderen Festlandspopulationen zeigen ähnliche Werte. So variieren die H-Werte von *Peromyscus polionotus* von 3,4% in Süd-Carolina bis zu 5,93% in Georgia (Selander et al. 1971). Hausmäuse aus Dänemark waren an 8,5% der Genorte heterozygot (Selander et al. 1969). Die drei Festlandspopulationen von *A. sylvaticus* sind mit ihren H-Werten daher gut als Festlandstiere charakterisiert. Der Polymorphiegrad zeigt ebenfalls vergleichbare Werte. *Mus musculus* aus Dänemark weist 26% polymorphe Genloci aus (Selander et al. 1969), *Peromyscus polionotus*

20% bis 28% (Selander et al. 1971) und *Homo sapiens* 28% (Harris and Hopkinson 1972). Weitere Beispiele mit ähnlichen P-Werten beschreibt Nevo (1978).

Die beiden Inselpopulationen lassen wegen einer möglichen Gendrift sowohl geringe H-Werte als auch P-Werte erwarten. Die Mellummäuse zeigen diesen Effekt sehr deutlich. Der Heterozygotiegrad ist auf Null abgesunken, und der Anteil der polymorphen Genloci liegt mit 6,3% sehr niedrig. Nur einer von 16 Genorten ist polymorph. So fanden Avise et al. (1974) bei Inselpopulationen von *Peromyscus eremicus* auf kleinen Inseln im Golf von Kalifornien einen Durchschnittswert von P = 5,7%. Die sardischen Mäuse unterscheiden sich aufgrund ihrer H- und P-Werte kaum von den Festlandspopulationen. Mit einem Heterozygotiegrad von 3,8 und einem Polymorphiegrad von 18,8 stimmen sie gut mit der Bad Driburger Population überein.

Mit Hilfe der Ähnlichkeitskoeffizienten lassen sich auch genetische Verwandtschaften zwischen Populationen abschätzen (Tab. 10). Die Berechnung der D-Werte erfolgte nach der beschriebenen Rogers-Formel. Zur Clusterbildung und graphischen Darstellung wurde ebenfalls die erwähnte UPGMA-Methode verwendet.

*Tabelle 10*

**Ähnlichkeitskoeffizienten (I) und Abstandskoeffizienten (D) der 5 Waldmauspopulationen**

| I \ D | Bad Driburg | Bonn | Neusiedler See | Luogosanto | Mellum |
|---|---|---|---|---|---|
| Bad Driburg | | 0,03501 | 0,08369 | 0,11320 | 0,03970 |
| Bonn | 0,96499 | | 0,06775 | 0,12988 | 0,04607 |
| Neusiedler See | 0,91631 | 0,93225 | | 0,08356 | 0,09876 |
| Luogosanto | 0,88680 | 0,87012 | 0,91644 | | 0,12354 |
| Mellum | 0,96030 | 0,95393 | 0,90124 | 0,87646 | |

Da die Ähnlichkeitkoeffizienten zwischen den Populationen so geringe Unterschiede zeigen, läßt die bildliche Darstellung im Phänogramm die Verhältnisse besser erkennen (Abb. 4).

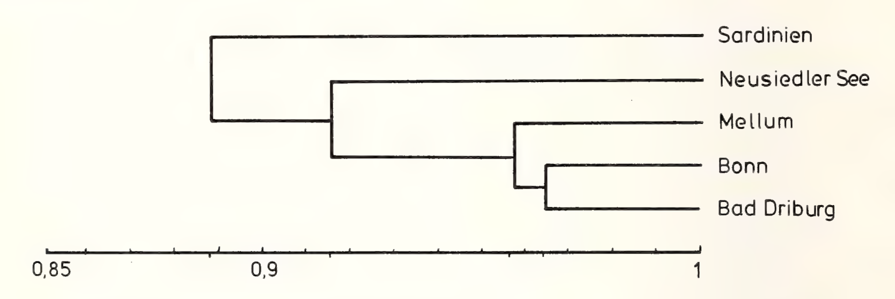



*Abb. 4.* Phänogramm der 5 Waldmauspopulationen, errechnet aus den Ähnlichkeitskoeffizienten nach der UPGMA-Clusteranalyse

Durch die Clusterbildung nach der UPGMA-Methode werden Gruppen näher verwandter Populationen gut sichtbar. Die drei deutschen Populationen von Bonn, Bad Driburg und Mellum zeigen eine enge genetische Verwandtschaft. Die Tiere vom Neusiedler See und aus Sardinien stehen zu dieser Gruppe relativ weit entfernt. Sie bilden keine eigene Gruppe, da sie auch untereinander eine geringe Ähnlichkeit aufweisen. Die beiden Populationen aus Süd-Frankreich und die Population aus Portugal wurden in dieser Berechnung wegen der geringen Individuenzahl nicht berücksichtigt. Die Allelfrequenzen kleiner Stichproben weichen mit großer Wahrscheinlichkeit beträchtlich von den Frequenzen ihrer Grundgesamt-

heit ab und vermitteln daher kein zutreffendes Bild der Population. Entsprechend unrichtig sind auch darauf basierende Ähnlichkeitsberechnungen.

## Diskussion

Die Gliederung der Gattung *Apodemus* in drei Untergattungen nach ZIMMERMANN (1962) wird heute allgemein anerkannt. Westeuropa wird danach nur von der *Sylvaemus*gruppe mit ihren 4 Arten *(A. sylvaticus, A. flavicollis, A. microps, A. mystacinus)* und den im west- und ostpaläarktischen Areal verbreiteten *A. agrarius* besiedelt. Die morphologischen Merkmale der Untergattungen sind eindeutig. Schwierigkeiten ergeben sich aber in der richtigen Beurteilung der Arten. Brand- und Felsenmaus sind nach den äußeren Kennzeichen gut zu erkennen. Dagegen kommt es häufig zu Verwechslungen zwischen Wald- und Gelbhalsmaus. Auf dem Kontinent nimmt die Größe der Schädel- und Körpermaße von *A. sylvaticus* klinal von Norden nach Süden zu, so daß sie in Südeuropa der Gelbhalsmaus sehr ähnlich wird (NIETHAMMER und KRAPP 1978). AMTMANN (1965), BOTHSCHAFTER (1963) und WITTE (1964) glaubten daher in dem Säugetier-Artenpaar *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* ein typisches Beispiel für das Vorkommen von Introgression gefunden zu haben. Nachdem NIETHAMMER (1969) in umfangreichen Untersuchungen an angeblichen Bastardpopulationen von Wald- und Gelbhalsmaus das Muster der Merkmalsausprägung auch ohne die Annahme von Introgression deuten konnte, stand der Nachweis aus, daß in den fraglichen Populationen beide Arten tatsächlich unvermischt existieren. Aus diesem Grunde wurde hier eine Artcharakterisierung mit Hilfe von Isoproteinen versucht. Bei amerikanischen Kleinsäugern konnten mit dieser Methode eindeutige Ergebnisse erzielt werden (PATTON et al. 1972). ENGEL et al. (1973) haben so *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* im Freiburger Raum identifizieren können. Die Untersuchungen sind allerdings unbefriedigend, da weder eine morphologische Bestimmung der Tiere erfolgte, noch die Unterschiede der Eiweiße in ihren Isoallelen deutlich werden. Für die richtige Beurteilung und Anwendung der elektrophoretischen Methode ist das besonders wichtig. Genloci können in ihren Allelen mutieren, wodurch Proteine mit unterschiedlichen Mobilitäten sichtbar werden. Deshalb gibt es auf dem Elektrophoresegel keine festgelegten Positionen von arteigenen Proteinbanden. Bei umfangreichem Material können Isoallele auftreten, die zufällig mit den Allelen der anderen Art übereinstimmen und umgekehrt. So soll nach ENGEL et al. (1973) z. B. 6-PGD bei Wald- und Gelbhalsmaus identisch sein. Aus den hier durchgeführten Untersuchungen geht jedoch hervor (Tab. 5), daß zwar die meisten Tiere 6-PGD$^{a}$ aufweisen, zwei Gelbhalsmäuse aber nur das Allel 6-PGD$^{b}$ mit deutlich unterschiedlicher Wanderungstrecke. Die Gefahr einer Fehlinterpretation ist besonders dann gegeben, wenn nur ein Protein zum Artvergleich herangezogen wird (so DEBROT und MERMOD 1977). Zuvor festgestellte Proteinunterschiede bzw. Proteinübereinstimmungen zwischen den Arten ändern sich dann. Das Problem kann nur gelöst werden, wenn viele Proteine zum Vergleich herangezogen werden (Abb. 4). Innerartliche Variation einzelner Eiweiße sind dabei die Regel. Sie verändern das Grundmuster der Art nur wenig. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß mehrere Allele der einen Art zugleich so mutieren, daß sie mit den Allelen der anderen Art übereinstimmen.

Zuvor wurde darauf hingewiesen, daß die elektrophoretische Methode nur bei zuerst morphologisch definierten Tieren sinnvoll ist. Von den 11 untersuchten Genloci sind 9 unterschiedlich zwischen *A. sylvaticus* und *A. agrarius.* Das zeigt, daß bereits beim Vergleich verwandter Arten das Ende der Skala der Unterschiedlichkeit schon fast erreicht ist, und daß beim Einbeziehen weiter entfernt stehender Arten keine sehr viel größeren Unterschiedsdifferenzen mehr möglich sind. Daher können nur nah verwandte Arten untersucht werden. Der Einsatz des Isoproteinvergleichs hat zwar den Vorteil, daß die genetische Unterschiedlichkeit genauer geschätzt wird, da Proteine in der Kette der Merkmalsausprägung vom Gen zum Phän den ersten Schritt der Genwirkung darstellen. Die Gefahr der Überbewertung

von Isoproteinen liegt in der Anwendung auf höhere Kategorien. Morphologische Unterschiede, an deren Ausprägung häufig sehr viele Gene beteiligt sind, können unter Umständen einen wesentlich größeren Bereich genetischer Verschiedenheit widerspiegeln als einige Proteine. Ihr Vergleich bringt die genetische Verwandtschaft zwischen Gattungen, Familien und Ordnungen daher besser zum Ausdruck. Biochemische Merkmale ergänzen morphologische Merkmale, ohne diese jedoch zu ersetzen. Bevor Tiere der Gattung *Apodemus* mit Hilfe von Isoproteinen auf ihre Art überprüft werden, müssen sie morphologisch als *Apodemus* erkannt werden.

In der *Sylvaemus*gruppe fällt *A. mystacinus* wegen der relativ großen Körper- und Schädelmaße besonders auf (Tab. 2). Man ist daher geneigt, sie in eine eigene Untergattung zu stellen. Rietschel und Storch (1973/74) begründen dies zusätzlich mit Besonderheiten in den Zahnstrukturen und Schädelknochen. Der Vergleich der Isoproteine läßt keine auffälligen Abweichungen bei den Felsenmäusen erkennen. Während *A. flavicollis* zu *A. sylvaticus* 4 unterschiedliche Genloci aufweist, unterscheidet sich *A. mystacinus* nur in 5 (Tab. 6). *A. agrarius,* die eine eigene Untergattung bildet, weicht in 9 von 11 Genloci ab. Da auch bei nicht durchgehend verschiedenen Genloci unterschiedliche Allelfrequenzen genetische Unterschiedlichkeit bedeuten, ergeben die Vergleiche unter Einbeziehung der Allelfrequenzen ein genaueres Bild über den genetischen Abstand der Arten als allein die Vergleiche der Proteine. Die numerische Taxonomie kennt mehrere Verfahren, die mit Hilfe der Allelfrequenzen die genetische Nähe von Arten oder Populationen berechnet. Man geht davon aus, daß z. B. zwei Arten um so näher miteinander verwandt sind, je mehr gleiche Allele sie besitzen und ihre Frequenzen in den einzelnen Arten übereinstimmen. Der hier gewählte Abstandskoeffizient D bzw. Ähnlichkeitskoeffizient I nach Rogers ist von vielen Autoren für ähnliche Fragestellungen eingesetzt worden. Das von den I-Werten (Tab. 4) berechnete Phänogramm läßt keine andere Stellung der Arten zueinander erkennen, als der Vergleich der Genorte gezeigt hat. Das Ergebnis der Abstandsschätzung aufgrund der Isoproteine stimmt gut mit der Vorstellung über die abgestufte Verwandtschaft der 4 Arten nach morphologischem Vergleich überein.

Wenn hier von Berechnen und Bestimmen der genetischen Verwandtschaft gesprochen wird, so bedeutet das mehr ein Schätzen von genetischen Abständen. Zehn, zwanzig oder hundert untersuchte Genloci stellen nur einen geringen Teil des Genoms dar. Ihre zufällige Auswahl soll aber repräsentativ für die Gesamtheit aller Genloci stehen. Von den Verhältnissen in Teilen wird auf die Gesamtheit geschlossen. Zahlreiche Untersuchungen an Pflanzen und Tieren bestätigen die Berechtigung dieses Vorgehens (Nevo 1978). Panmiktische und genetisch isolierte Populationen weisen vergleichbare Werte für den Anteil polymorpher Genloci und heterozygoter Tiere auf. Der Polymorphiegrad P und der Heterozygotiegrad H geben einen Einblick, wie weit sich der Genotyp eines Taxons allein durch Selektion ändern kann.

Eine Veränderung des Allelbestandes ist dann zu erwarten, wenn die ökologischen Bedingungen sich grundlegend ändern oder Populationen genetisch isoliert werden. Durch den Gründereffekt können außergewöhnliche Allele im Genpool zufällig rasch angereichert werden. Morphologisch wird das häufig in besonders auffälligen Körpermaßen oder Farbmustern sichtbar. Bei Kleinsäugern kann man auf kleinen Inseln oft eine signifikante Größenzunahme der Tiere beobachten (Kahmann und Niethammer 1971; Felten und Storch 1970). Mit Hilfe der Isoproteinvariation ist es möglich zu prüfen, wieweit Gendrift sich bei Inselpopulationen auswirkt. Möglicherweise kann auch eine Beziehung zwischen Inselgröße, Besiedlungszeit und der Genotypvariation deutlich gemacht werden. Als Beispiel wurde die Waldmauspopulation der Insel Mellum gewählt. Dort befindet sich auf ca. 1 $km^2$ eine seit 40 Jahren isolierte Population. Neben einer häufig zu beobachtenden Alveolenreduktion konnten keine auffallenden morphologischen Abweichungen zu Festlandstieren festgestellt werden. Nauroz (mdl.) fand nur 4 Tiere mit Farbvariationen. Der Vergleich der Isoproteine zeigt einen geringen P- und H-Wert, was auch schon bei anderen Inselmäu-

sen beobachtet wurde (Avise et al. 1974). Qualitativ unterschiedliche Isoproteine mit auffälligen, spezifischen Allelen kommen nicht vor (Tab. 8).

Die Veränderung des Genotyps kann daher besser über den Vergleich der Ähnlichkeitskoeffizienten geschätzt werden. Dabei werden sowohl die geringe Polymorphie der Genloci als auch besondere Allele entsprechend bewertet. Das Phänogramm der I-Werte aller Waldmauspopulationen macht deutlich, daß die beiden deutschen Festlandspopulationen von Bonn und Bad Driburg sich genetisch am nächsten stehen. Nicht weit entfernt davon steht die Inselpopulation von Mellum. Das zeigt, wie wenig der Genotyp dieser Population sich geändert hat gegenüber den Festlandspopulationen. Es liegt jeweils das Allel vor, welches bei den Festlandstieren das Hauptallel ist (Tab. 8). Die geringe Isolation von 40 Jahren und der Zufall, daß durch die Gründertiere wahrscheinlich keine außergewöhnlichen Allele in die Population eingebracht wurden, gibt ihr kein besonderes Genmuster. Bei einer sehr viel längeren Isolationszeit und einem völlig anders gearteten Lebensraum wäre die Stabilisierung abweichender Allele eher zu erwarten. Die geringen P- und H-Werte bei den Mellumtieren zeigen, daß Gendrift sich trotzdem ausgewirkt hat. Bei der Inselpopulation von Sardinien dagegen sind weder morphologisch besondere Merkmalsvariationen noch geringe P- und H-Werte zu finden. Das deutet auf seine Korrelation von Inselgröße und Gendrift hin. Je größer die Insel oder allgemein das genetische Isolat, desto eher findet man genetische Verhältnisse wie in panmiktischen Populationen, deren Genpool von Vielfalt gekennzeichnet ist.

Die verwandtschaftliche Nähe der Festlandspopulationen zueinander spiegelt sich im Phänogramm der fünf größeren Populationen wider (Abb. 4). Auffällig ist der relativ große Unterschied der Mäuse vom Neusiedler See zu den übrigen Festlandstieren. Die sardischen Mäuse stehen genetisch zwar noch ferner, aber ihre geographische Entfernung ist dafür auch beträchtlich. Das bestätigt Überlegungen, wonach Populationen, die im Zentrum eines Besiedlungsgebietes leben bzw. geographisch nicht weit voneinander entfernt sind, sich genetisch ähnlich sind und deshalb auch ein ähnliches Proteinmuster aufweisen. Bei ihnen ist ständiger Genfluß möglich, so daß neue Allele nur selten nachweisbar sind. Bei weiter entfernten Populationen oder Randpopulationen ist der Genaustausch zu den Zentralpopulationen erschwert oder ganz unterbrochen. Isolation, geringe Populationsdichte oder Areal- und Klimaunterschiede begünstigen die Stabilisierung neuer Allele. Zwischen Ähnlichkeit und Entfernung läßt sich daher häufig eine direkte Beziehung herstellen. Vergleicht man die Entfernungen (in km Luftlinie) zwischen den 5 Populationen (Abb. 5) mit den Ähnlichkeitskoeffizienten (Abb. 4), so wird die Übereinstimmung gut sichtbar.

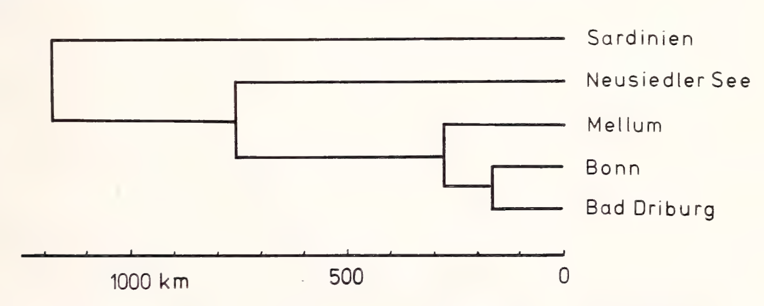



*Abb. 5.* Phänogramm der 5 Waldmauspopulationen, errechnet nach der UPGMA-Clusteranalyse unter Verwendung der geographischen Entfernungen anstelle von Ähnlichkeitskoeffizienten

## Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. Niethammer danke ich für die Überlassung des Themas, für die hilfreiche Betreuung der Arbeit und für die Beschaffung von Versuchstieren, die mir auch Herr Dr. R. Hutterer, Bonn, Herr Dr. H. Engels, Coimbra, und Herr Dr. H.-J. Pelz, Münster, dankenswert zur Verfügung gestellt haben. Für gute Ratschläge zu den elektrophoretischen Arbeiten danke ich Herrn Prof. Dr. H. P. Müller, Bonn, Herrn Prof. Dr. A. Scholl, Bern, und Herrn Prof. Dr. H. Stegemann, Braunschweig.

## Zusammenfassung

Die morphologisch zum Teil schwer unterscheidbaren 4 Arten der Gattung *Apodemus: A. sylvaticus, A. flavicollis, A. mystacinus* und *A. agrarius* wurden mit Hilfe des Isoproteinvergleichs eindeutig charakterisiert. Von 11 untersuchten Genloci waren zwischen *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* vier, zwischen *A. sylvaticus* und *A. mystacinus* fünf, und zwischen *A. sylvaticus* und *A. agrarius* neun unterschiedlich. Über den Vergleich der Allelfrequenzen mit Hilfe des Ähnlichkeitskoeffizienten nach Rogers (1972) ließen sich die genetischen Abstände zwischen den Arten schätzen. Dadurch konnte die taxonomische Gliederung der Gattung nach Zimmermann (1962) bestätigt werden. Weiterhin wurden drei Waldmauspopulationen des europäischen Festlandes und zweier Inseln nach derselben Methode auf ihre genetische Verwandtschaft untersucht. Eine Korrelation zwischen genetischer Ähnlichkeit und geographischer Nähe der Populationen konnte festgestellt werden. Der Isoproteinvergleich ließ außerdem den Einfluß von Gendrift auf Inselpopulationen erkennen. Bei Tieren der Insel Mellum (ca. 1 $km^2$) wurde Gendrift durch den geringen Polymorphiegrad der Genloci (P) und durch den geringen Heterozygotiegrad der Tiere (H) sichtbar. Die Population von Sardinien dagegen unterschied sich auf Grund ihrer H- und P-Werte kaum von den Festlandspopulationen.

## Literatur

Amtmann, E. (1965): Biometrische Untersuchungen zur introgressiven Hybridisation der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **3**, 103–156.

Avise, J. C.; Smith, M. H.; Selander, R. K.; Lawlor, T. E.; Ramsey, P. R. (1974): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland of the subgenus *Haplomylomys*. Syst. Zool. **23**, 226–238.

Ayala, F. J.; Powell, J. R.; Tracey, M. L.; Mourao, C. A.; Perez-Salas, S. (1972): Enzyme Variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. Genetics **70**, 113–139.

Bothschafter, E. (1963): Biometrische Untersuchungen an Gelbhalsmäusen (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811) und Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) aus dem Bayerischen Wald. Säugetierk. Mitt. **11**, Sonderh. 2, 1–47.

Brewer, G. J. (1967): Achromatic region of tetrazolium stained starch gels: Inherited elektrophoretic variation. Am. J. Hum. Gen. **19**, 674–680.

Britton, J.; Thaler, L. (1978): Evidence for the presence of two sympatric species of mice (genus *Mus* L.) in southern France based on biochemical genetics. Biochem. Gen. **16**, 213–225.

Cohen, B. L. (1960): Genetics of plasma transferrin in the mouse. Genet. Res. Camb. **1**, 431–438.

Debrot, S.; Mermod, C. (1977): Chimiotaxonomie du genre *Apodemus* Kaup, 1829 (Rodentia, Muridae). Revue Suisse de Zoologie **84**, 521–526.

Lorenzo, R. J. de; Ruddle, F. H. (1970): Glutamat oxalacetat transaminase (GOT) genetics in *Mus musculus:* Linkage, polymorphism, and phenotyps of the GOT-1 and GOT-2. Loci. Biochem. Gen. **4**, 259–273.

Engel, W.; Vogel, W.; Voiculescu, I.; Ropers, H.-H.; Zenzes, M. T.; Bender, K. (1973): Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*, possibly responsible for the failure to interbreed. Comp. Biochem. Physiol. **44** B, 1165–1173.

Felten, H. (1952): Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* L.) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior) im Rhein-Main-Gebiet. Bonn. Zool. Beitr. **3**, 187–367.

Felten, H.; Storch, G. (1970): Kleinsäuger von den italienischen Mittelmeer-Inseln Pantelleria und Lampedusa (Mammalia). Senckenbergiana biol. **52**, 381–392.

Harris, H.; Hopkinson, D. (1972): Average heterozygosity in man. J. Hum. Genet. **36**, 9–20.

Henderson, N. S. (1965): Isozymes of isocitrat dehydrogenase: subunit structure and intracellular location. J. Exp. Zool. **158**, 263–274.

Johnson, E. W.; Selander, R. K. (1971): Protein variation and systematic in kangaroo rats (genus *Dipodomys*). Syst. Zool. **20**, 377–405.

Kahmann, H.; Niethammer, J. (1971): Die Waldmaus *(Apodemus)* von der Insel Elba. Senckenbergiana biol. **52**, 381–382.
Maurer, R. (1968): Disk-Elektrophorese. Berlin: Walter de Gruyter und Co.
Nevo, E. (1978): Genetic variation in natural populations: pattern and theory. Theoretical Population Biology **13**, 121–177.
Nevo, E.; Kim, Y. J.; Shaw, Ch. R.; Thaeler, jr., Ch. S. (1973): Genetic variation, selection and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers. Evolution **28**, 1–23.
Niethammer, J. (1969): Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **7**, 77–127.
Niethammer, J.; Krapp, F. (1978): Handbuch der Säugetiere Europas. Wiesbaden: Akademische Verlagsges.
Patton, J. L.; Selander, R. K.; Smith, M. H. (1972): Genic variation in hybriding populations of gophers (genus *Thomomys*). Syst. Zool. **21**, 263–270.
Rietschel, S.; Storch, G. (1973/74): Außergewöhnlich erhaltene Waldmäuse (*Apodemus atavus* Heller, 1963) aus dem Ober-Pliozän von Willershausen am Harz. Senckenbergiana lethaea **54**, 491–519.
Rogers, J. S. (1972): Measure of genetic similarity and genetic distance. Studies in Genetics VII. Univ. Tex. Publ. **7213**, 145–153.
Ruddle, F. H.; Shows, Th. B.; Roderick, Th. H. (1968): Autosomal control of an electrophoretic variant of glucose-6-phosphat dehydrogenase in the mouse *(Mus musculus)*. Genetics **58**, 599–606.
Selander, R. K.; Grainger, W. H.; Yang, S. Y. (1969): Protein polymorphism and genetic heterozygosity in two european subspecies of the house mouse. Evolution **23**, 379–390.
Selander, R. K.; Smith, M. H.; Yang, S. Y.; Johnson, W. E.; Gentry, G. B. (1971): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse *(Peromyscus polionotus)*. Univ. Tex. Publ. **7103**, 49–90.
Shaw, Ch. R.; Prasad, R. (1970): Starch gel electrophoresis of Enzymes – a compilation of recipes. Biochemical Genetics 4, 297–320.
Shows, Th. B.; Chapman, V. M.; Ruddle, F. H. (1970): Mitochondriale malat dehydrogenase and malic enzyme: mendelian inherited electrophoretic variants in the mouse. Biochem. Gen. **4**, 707–818.
Sokal, R. R.; Sneath, P. H. A. (1973): Principles of numerical taxonomy. San Francisco: W. H. Freemann.
Stegemann, H. (1977): Elektrophorese und Fokussieren in Platten. Rundschreiben.
Straeten, E. van der (1976): Maatgegevens van *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) en *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) in Belgie. Lutra **18**, 15–22.
Witte, G. (1964): Introgression bei *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus*. Biometrische Untersuchungen an *Apodemus*-Populationen des Monte-Gargano (Süditalien). Bonn. Zool. Beitr. **15**, 159–177.
Zimmermann, K. (1962): Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. Bonn. Zool. Beitr. **13**, 138–208.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. Hubert Gemmeke, Zoologisch und Vergleichend Anatomisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

# Zur Biometrie und Taxonomie von Hausmäusen (Genus Mus L.) aus dem Mittelmeergebiet

Von H. Engels[1]

*Eingang des Ms. 14. 1. 1980*


## Abstract

*Biometry and taxonomy of House Mouse populations (Genus Mus L.) from the Mediterranean region*

Studied 12 populations of mice (Genus *Mus* L.) from the Mediterranean region, Asia Minor, and Afghanistan. By canonical analysis and allometry methods four clusters of mice were separated being different in skull-measures:

1. *Mus spretus* from the Iberian Peninsula, Morocco, and Tunesia;
2. *Mus (musculus) spicilegus* from Austria;
3. Longer tailed, commensal mice, *Mus musculus domesticus* from West Germany, *M. m. brevirostris* from the Iberian Peninsula, and *M. m. praetextus* from Sicily and Cyprus;
4. Shorter tailed, feral mice from Greece and Turkey, and longer tailed, commensal specimens from Afghanistan.

The Euclidean distances in discriminant space between Mediterranean species and subspecies reflect fairly well the isozymatic distances between similar populations investigated by Bonhomme et al. (1978).


Isoenzym-Untersuchungen an westmediterranen Hausmäusen durch Britton et al. (1976), Sage (1977) und Bonhomme et al. (1977, 1979) sowie Kreuzungsversuche (Bonhomme et al. 1978; Pelz und Niethammer 1978) haben ergeben, daß die dort lebende Freilandform eine von der im gleichen Gebiet kommensal vorkommenden Hausmaus *Mus musculus* abweichende Art, *Mus spretus*, darstellt. Bonhomme et al. (1978) fanden ähnlich große enzymatische Unterschiede, wie sie zwischen *spretus* und sympatrischen *Mus musculus* bestehen, auch zwischen griechischen freilebenden Hausmäusen und *spretus* sowie griechischen freilebenden und kommensalen Hausmäusen. Danach ist die griechische Freilandfrom wahrscheinlich eine weitere Art.

Morphologische Unterschiede sind bisher vor allem in äußeren Merkmalen bekannt (Freilandformen kurzschwänzig, Kommensalform langschwänzig) sowie in der Färbung. Wenn die drei Gruppen reproduktiv isolierte Taxa darstellen, sind aber auch Schädelunterschiede zu erwarten, die bisher nicht bekannt sind.

Deshalb soll in der vorliegenden Arbeit versucht werden, mit Hilfe einer kanonischen Diskriminanzanalyse nach Bartlett (1938) die durch die zitierten Arbeiten sich abzeichnenden Taxa zu reproduzieren und die Position weiterer Populationen zu beurteilen. Ferner sollen bei Niethammer (1956) als Bastarde zwischen *spretus* und *Mus musculus brevirostris* angesehene Tiere aus Südportugal daraufhin überprüft werden, ob es sich wirklich um intermediäre Tiere handelt.

## Material und Methoden

Für die Untersuchung standen über 500 Bälge und Schädel von Hausmäusen aus Südeuropa, Nordafrika, der Türkei und Afghanistan aus den Sammlungen Museum A. Koenig, Bonn, Naturhistorisches

[1] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4506-0366 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 366–375
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

Museum Wien, J. NIETHAMMER und H. ENGELS zur Verfügung. Sie wurden nach Ausschluß junger, geographisch isolierter und unvollständiger Tiere entsprechend Tab. 1 in 12 Populationen gegliedert.

Folgende Exemplare wurden nachträglich eingeordnet: 6 aus Kreta, 1 aus Marokko, 4 aus Libyen, 60 aus Südspanien und Südportugal.

Für die Zuordnung zur *spretus* und *brevirostris* waren Fangplatz (Haus oder Freiland) und relative Schwanzlänge maßgeblich.

*Tabelle 1*

**Anzahl, Herkunft und Zugehörigkeit der in der Diskriminanzanalyse verwendeten Hausmäuse**

| Nr. | Bisheriger Unterartname | Ökotyp | Herkunft | Signum | N |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | *spretus* | Freiland | Spanien u. Portugal | SP + P | 33 |
| 2 | *brevirostris* | kommensal | Spanien u. Portugal | SP + P | 33 |
| 3 | *spretus* | Freiland | Südspanien | SP | 22 |
| 4 | *praetextus* | Freiland | Sizilien | SI | 26 |
| 5 | *spretus* | Freiland | Tunesien | TU | 11 |
| 6 | *spretus* | Freiland | Marokko | MA | 14 |
| 7 | *domesticus* | kommensal | Rheinland (Deutschl.) | RH | 7 |
| 8 | *spicilegus* | Freiland | Burgenland (Österreich) | BU | 23 |
| 9 | *bactrianus* | kommensal | Afghanistan | AF | 16 |
| 10 | ? | ? | Türkei | TÜ | 36 |
| 11 | *spicilegus* | Freiland | Griechenland | GR | 8 |
| 12 | *praetextus* | Freiland | Zypern | ZY | 16 |

Die Unterartbezeichnungen für Europa entsprechen denen bei REICHSTEIN (1978), da eine nomenklatorische Neuregelung beim gegenwärtigen Wissensstand noch nicht möglich ist. Die in der Spalte „Signum" angegebenen Buchstaben kehren in den Diagrammen wieder.

An jedem der fast 250 Tiere der Tab. 1 wurden die folgenden 16 Maße und ein qualitatives Merkmal genommen:

1. Kopfrumpflänge (KR), laut Etikett; 2. Schwanzlänge (SL), laut Etikett; 3. Condylobasallänge (CBL); 4. Zygomatische Breite; 5. Obere Zahnreihenlänge, an den Kronenrändern gemessen (OZR); 6. Interorbitalbreite; 7. Palatallänge; 8. Inzisivenbreite: Durchmesser der oberen Inzisiven in Schädelrichtung; 9. Nasalialänge; 10. Länge der Foramina incisivi; 11. Hirnkapselbreite: Breite über den Jochbogenansätzen der Squamosa; 12. Diastemalänge; 13. Länge der ersten oberen Molaren an den Kronenrändern ($M^1$); 14. Breite der $M^1$ ($BM^1$); 15. Länge von $M^2 + M^3$ an den Kronenrändern ($M^2 + M^3$); 16. geringster Abstand zwischen den ersten oberen Molaren ($AM^1$); 17. Kerbe an den oberen Inzisiven, sogenannter Einbiß.

Der Grad der Einkerbung (17) wurde wie folgt bewertet: keine Kerbe 0,33; stumpfwinkelige Kerbe 0,66; deutlich rechtwinkelige Kerbe oder Doppelkerbe 0,99.

Die Maße wurden für eine kanonische Diskriminanzanalyse verwendet. Diese wurde am Rheinischen Rechenzentrum Bonn durchgeführt. Das zugehörige Computerprogramm ist DAVIES (1971) entnommen. Außerdem wurden die divariaten Streuungsellipsen nach REMPE (1961) berechnet.

## Ergebnisse

Die verglichenen Populationen überschneiden sich in allen Einzelmaßen beträchtlich (Tab. 2). Die Diskriminanzanalyse führt zu einer wesentlich besseren Trennung. In Abb. 1 sind hierbei alle 17 Merkmale berücksichtigt. Jede der 12 Populationen ist durch ihren Schwerpunkt in der Fläche der beiden ersten kanonischen Achsen markiert. Da diese beiden Achsen bereits 75% der möglichen Diskrimination erbringen, habe ich mich auf sie beschränkt. In Richtung der 1. Achse ergeben sich zwei Gruppen, nämlich a) alle *spretus*-Populationen und b) die übrigen Hausmäuse. Innerhalb *spretus* liegen erwartungsgemäß jeweils die beiden Populationen aus Nordafrika und von der Iberischen Halbinsel enger beieinander. Die zweite kanonische Achse führt zur weiteren Auftrennung der restlichen Populationen. Eine Gruppe besteht hier aus *brevirostris, domesticus* und *praetextus*. Auch die nachträglich be-

*Tabelle 2*

**Population (N)**

| Maße | ●Sp + P(33) | ○Sp + P(33) | Sp(27) | SIZ(26) | TU(11) | MA(14) | RH(7) | BU(23) | AF(16) | TÜ(36) | GR(8) | ZY(16) | LI(3) | KR(6) | EV1 | EV2 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| KR | 73.26 | 82.62 | 80.44 | 76.53 | 75.77 | 74.00 | 87.28 | 78.00 | 78.81 | 85.91 | 80.00 | 80.00 | 72.75 | 79.42 | −0.001 | −0.002 |
| | 4.57 | 6.54 | 6.11 | 5.34 | 4.05 | 3.94 | 3.40 | 5.96 | 7.42 | 7.57 | 4.47 | 3.96 | 8.77 | 6.71 | | |
| SL | 59.82 | 79.47 | 60.25 | 74.65 | 62.72 | 64.28 | 85.21 | 66.88 | 75.93 | 77.72 | 64.75 | 72.12 | 71.00 | 73.25 | 0.017 | −0.001 |
| | 4.45 | 5.66 | 4.44 | 4.51 | 6.35 | 3.83 | 2.82 | 5.40 | 6.73 | 7.73 | 2.71 | 4.33 | 7.44 | 3.43 | | |
| CBL | 19.81 | 19.57 | 20.21 | 19.81 | 19.74 | 19.95 | 20.60 | 18.89 | 21.10 | 21.55 | 20.42 | 20.08 | 19.03 | 19.50 | −0.132 | 0.008 |
| | 0.73 | 0.65 | 0.79 | 0.72 | 0.75 | 0.69 | 0.33 | 0.71 | 0.78 | 0.88 | 0.37 | 0.65 | 0.39 | 1.32 | | |
| ZYG | 11.02 | 10.86 | 11.25 | 11.00 | 11.02 | 10.56 | 11.42 | 10.72 | 11.73 | 12.01 | 11.53 | 11.17 | 10.95 | 11.22 | −0.001 | 0.014 |
| | 0.45 | 0.31 | 0.37 | 0.31 | 0.35 | 0.83 | 0.19 | 0.37 | 0.50 | 0.54 | 0.20 | 0.37 | 0.64 | 0.52 | | |
| OZR | 3.35 | 3.17 | 3.43 | 3.19 | 3.42 | 3.36 | 3.28 | 3.16 | 3.42 | 3.45 | 3.43 | 3.24 | 3.34 | 3.25 | −0.260 | −0.353 |
| | 0.12 | 0.11 | 0.13 | 0.11 | 0.16 | 0.11 | 0.08 | 0.10 | 0.10 | 0.11 | 0.09 | 0.08 | 0.05 | 0.10 | | |
| IOB | 3.49 | 3.54 | 3.46 | 3.57 | 3.50 | 3.48 | 3.66 | 3.47 | 3.64 | 3.60 | 3.61 | 3.55 | 3.67 | 3.53 | 0.186 | 0.0 |
| | 0.10 | 0.10 | 0.13 | 0.09 | 0.14 | 0.07 | 0.08 | 0.11 | 0.11 | 0.12 | 0.10 | 0.11 | 0.10 | 0.08 | | |
| PAL | 10.66 | 10.54 | 11.25 | 10.79 | 10.75 | 10.98 | 11.10 | 10.10 | 11.58 | 11.87 | 11.16 | 10.74 | 10.60 | 10.75 | 0.070 | 0.133 |
| | 0.40 | 0.42 | 0.51 | 0.40 | 0.47 | 0.42 | 0.27 | 0.37 | 0.53 | 0.59 | 0.20 | 0.36 | 0.64 | 0.69 | | |
| ICB | 1.10 | 1.02 | 1.14 | 1.02 | 1.07 | 1.09 | 1.04 | 1.01 | 1.14 | 1.14 | 1.12 | 1.02 | 1.02 | 1.06 | 0.012 | −0.260 |
| | 0.07 | 0.06 | 0.08 | 0.06 | 0.09 | 0.07 | 0.07 | 0.06 | 0.09 | 0.09 | 0.04 | 0.07 | 0.13 | 0.10 | | |
| NASL | 7.74 | 7.62 | 7.96 | 7.77 | 7.59 | 7.64 | 8.08 | 7.16 | 8.19 | 8.37 | 7.90 | 7.64 | 7.61 | 7.66 | 0.064 | −0.018 |
| | 0.40 | 0.32 | 0.38 | 0.34 | 0.43 | 0.30 | 0.14 | 0.43 | 0.43 | 0.64 | 0.21 | 0.37 | 0.55 | 0.58 | | |
| FOIL | 4.96 | 4.92 | 4.79 | 4.97 | 5.03 | 4.94 | 4.93 | 4.64 | 5.28 | 5.41 | 5.02 | 5.11 | 4.69 | 4.99 | 0.056 | −0.023 |
| | 0.25 | 0.19 | 0.26 | 0.27 | 0.23 | 0.26 | 0.12 | 0.18 | 0.25 | 0.24 | 0.21 | 0.27 | 0.19 | 0.33 | | |
| HKB | 9.52 | 9.67 | 9.58 | 9.77 | 9.56 | 9.48 | 9.94 | 9.39 | 10.00 | 9.98 | 9.88 | 9.73 | 9.80 | 9.87 | 0.139 | 0.079 |
| | 0.18 | 0.24 | 0.21 | 0.22 | 0.35 | 0.25 | 0.15 | 0.19 | 0.26 | 0.23 | 0.15 | 0.19 | 0.14 | 0.23 | | |
| DIAL | 5.40 | 5.23 | 5.35 | 5.28 | 5.36 | 5.51 | 5.56 | 4.88 | 5.68 | 5.83 | 5.48 | 5.37 | 5.23 | 5.20 | −0.002 | 0.008 |
| | 0.27 | 0.24 | 1.04 | 0.23 | 0.22 | 0.24 | 0.11 | 0.23 | 0.29 | 0.28 | 0.14 | 0.24 | 0.40 | 0.41 | | |
| $M^1$ | 1.82 | 1.78 | 1.87 | 1.79 | 1.87 | 1.81 | 1.85 | 1.72 | 1.91 | 1.89 | 1.87 | 1.77 | 1.90 | 1.85 | −0.323 | 0.423 |
| | 0.07 | 0.07 | 0.07 | 0.07 | 0.07 | 0.09 | 0.06 | 0.08 | 0.08 | 0.07 | 0.06 | 0.06 | 0.05 | 0.06 | | |
| $BM^1$ | 1.07 | 1.11 | 1.09 | 1.13 | 1.14 | 1.08 | 1.12 | 1.02 | 1.14 | 1.16 | 1.20 | 1.10 | 1.18 | 1.10 | 0.648 | 0.392 |
| | 0.04 | 0.04 | 0.04 | 0.03 | 0.05 | 0.05 | 0.03 | 0.04 | 0.05 | 0.05 | 0.03 | 0.03 | 0.01 | 0.04 | | |
| $M^{2+3}$ | 1.63 | 1.50 | 1.65 | 1.49 | 1.64 | 1.64 | 1.52 | 1.54 | 1.62 | 1.68 | 1.67 | 1.56 | 1.49 | 1.51 | −0.070 | 0.669 |
| | 0.05 | 0.08 | 0.07 | 0.06 | 0.08 | 0.05 | 0.06 | 0.04 | 0.07 | 0.07 | 0.06 | 0.07 | 0.04 | 0.05 | | |
| $AM^1$ | 2.40 | 2.14 | 2.43 | 2.19 | 2.19 | 2.44 | 2.27 | 2.22 | 2.46 | 2.35 | 2.45 | 2.26 | 2.15 | 2.34 | −0.328 | 0.051 |
| | 0.13 | 0.11 | 0.16 | 0.15 | 0.11 | 0.14 | 0.11 | 0.15 | 0.14 | 0.12 | 0.09 | 0.17 | 0.15 | 0.20 | | |
| Einbiß | 0.36 | 0.88 | 0.39 | 0.98 | 0.36 | 0.42 | 0.99 | 0.93 | 0.72 | 0.93 | 0.90 | 0.90 | 0.99 | 0.99 | 0.461 | 0.025 |
| | 0.10 | 0.20 | 0.16 | 0.0 | 0.09 | 0.15 | 0.0 | 0.16 | 0.30 | 0.14 | 0.15 | 0.19 | 0.0 | 0.0 | | |

Arithmetische Mittel und Standardabweichungen für 2 Körpermaße und 15 Schädelmaße von 14 Hausmauspopulationen. In Klammern hinter den Abkürzungen für die Populationen ist die Anzahl der vermessenen Tiere pro Population angegeben. Die Abkürzungen für die Maße und für die Populationen sind in Material und Methoden erklärt. EV1 = der erste Eigenvektor für die Diskriminanzanalyse mit 17 Variablen; EV2 = der zweite Eigenvektor für diese Analyse. Population 1 (●) = *M. spretus;* Population 2 (○) = *M. m. brevirostris.*

werteten Tiere aus Libyen und von Kreta sowie eine langschwänzige Hausmaus aus Marokko gehören hierher. Von dieser Gruppe entfernt liegt *spicilegus* aus dem Burgenland. Eine weitere Gruppe bilden die griechischen, türkischen und afghanischen Hausmäuse. Abb. 2 gibt die euklidischen Abstände zwischen den Populationen im Diskriminanzraum wider. Diese ähneln in ihren Relationen durchaus den von Bonhomme et al. (1978) berechneten genetischen Unterschieden, wenn man *spicilegus* aus dem Burgenland und Ungarn oder *brevirostris* aus Südfrankreich und Spanien als gleich betrachtet.

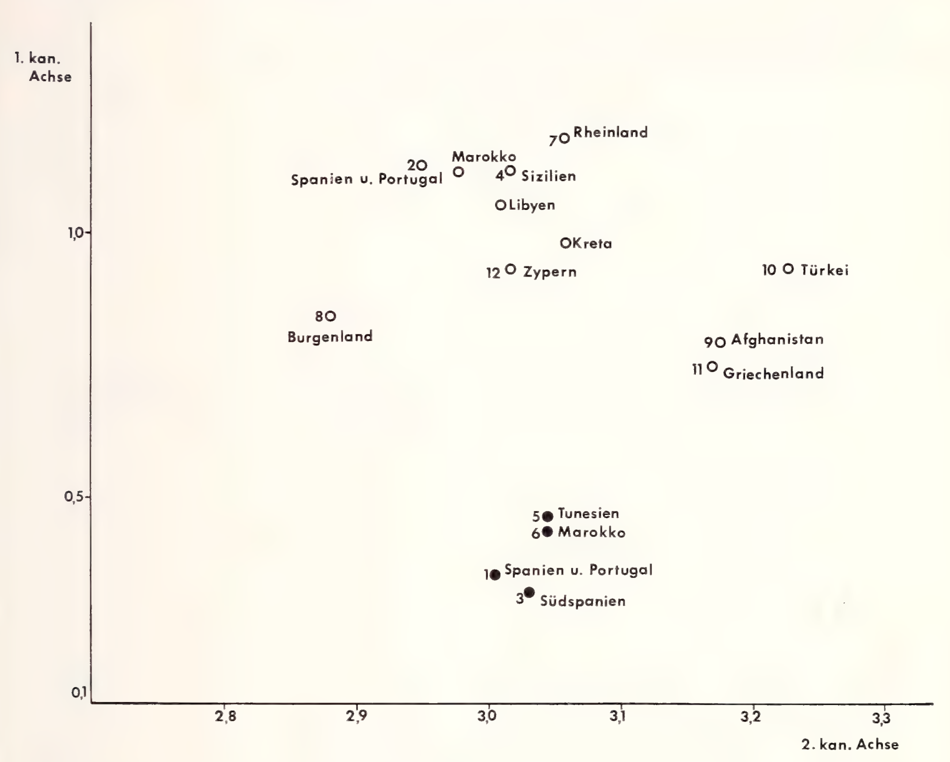



*Abb. 1.* Schwerpunkte der Häufigkeitsschwärme von 15 Hausmauspopulationen im Diskriminanzraum nach Verwendung von 17 Merkmalen. *Mus spretus* ist durch geschlossene Kreise gekennzeichnet. (Merkmale und Abkürzungen sind in Material und Methoden aufgeführt)

Da in die Diskriminanzanalyse auch Merkmale eingegangen sind, die primär zur Unterscheidung von *spretus* gegenüber *brevirostris* gedient haben, wurden diese in zwei Schritten (Abb. 3 und 4) eliminiert. Nachdem Kopfrumpf- und Schwanzlänge (Abb. 3) und Zahnkerbe (Abb. 4) nicht mehr bewertet wurden, beschränkt sich die Analyse auf einen Satz unabhängiger Maße und enthält auch das schlecht quantifizierbare Zahnkerbenmerkmal nicht mehr. Abb. 3 zeigt, daß sich die vier Gruppen fast genauso deutlich abzeichnen, wenn Kopfrumpf- und Schwanzlänge fortgelassen wurden. Verzichtet man auch auf das Merkmal der Zahnkerbenausprägung, setzen sich tunesische *Mus spretus* stärker in Richtung auf *Mus musculus* ab. Außerdem nähern sich nun die griechischen Hausmäuse der *spretus*-Gruppe.

Abschließend soll überprüft werden, welche Einzelmaße besonders zur Trennung der vier aufgrund der Diskriminanzanalyse gebildeten Gruppen dienen können.

Die relative Schwanzlänge ist schon lange als brauchbares Unterscheidungsmerkmal zwischen *Mus musculus brevirostris* und *Mus spretus* oder zwischen *Mus musculus domesticus*

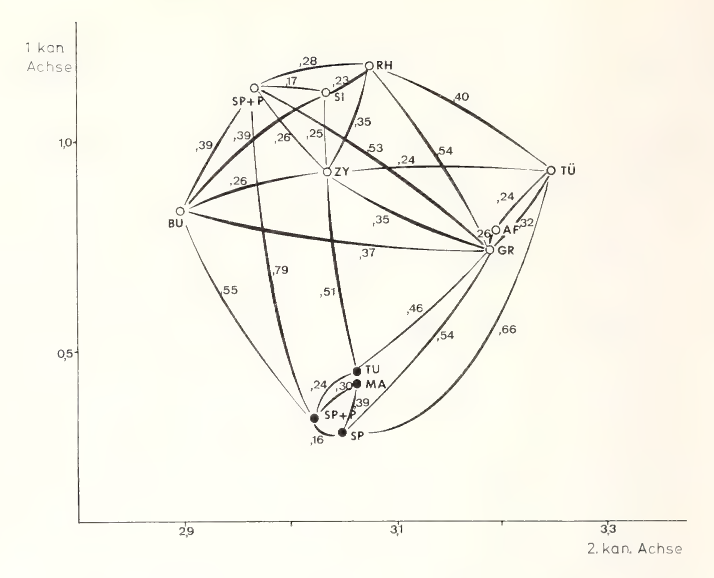



*Abb. 2.* Beträge der euklidischen Abstände zwischen den Schwerpunkten der Häufigkeitsschwärme von 12 Hausmauspopulationen im Diskriminanzraum nach Verwendung von 17 Merkmalen

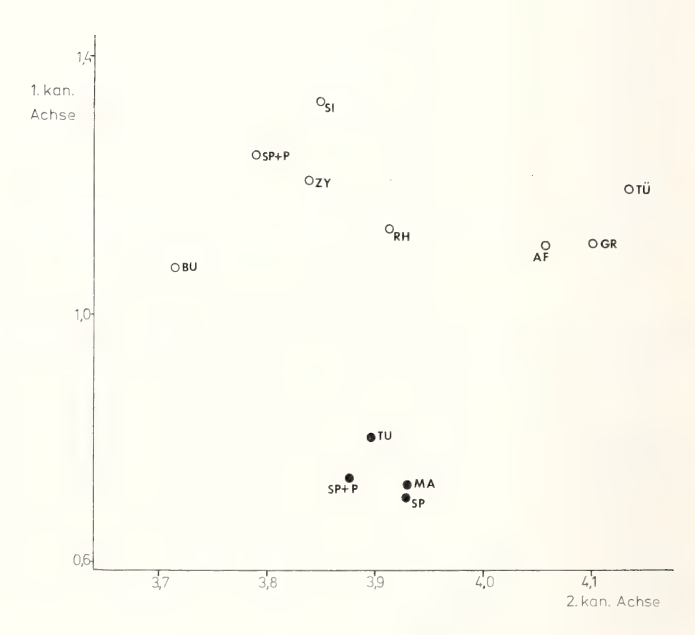



*Abb. 3.* Schwerpunkte der Häufigkeitsschwärme von 12 Hausmauspopulationen im Diskriminanzraum nach Verwendung von 15 Schädelmerkmalen.

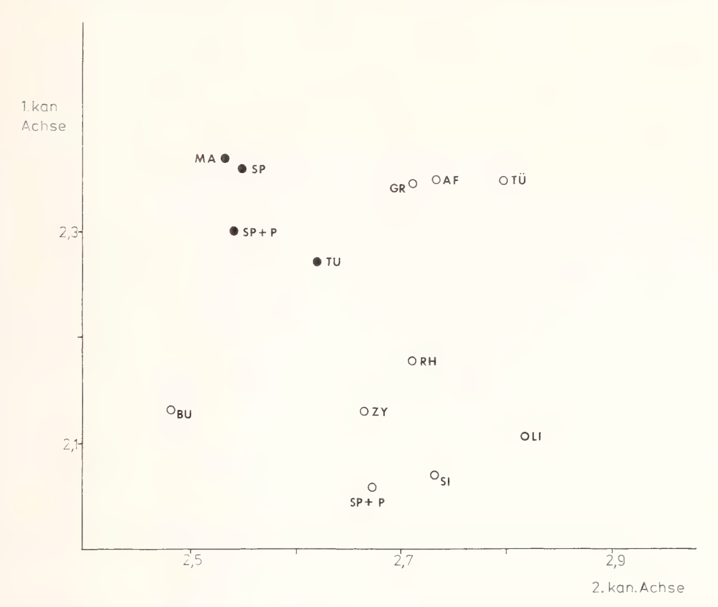



*Abb. 4.* Schwerpunkte der Häufigkeitsschwärme von 13 Hausmauspopulationen im Diskriminanzraum nach Verwendung von 14 Schädelmerkmalen

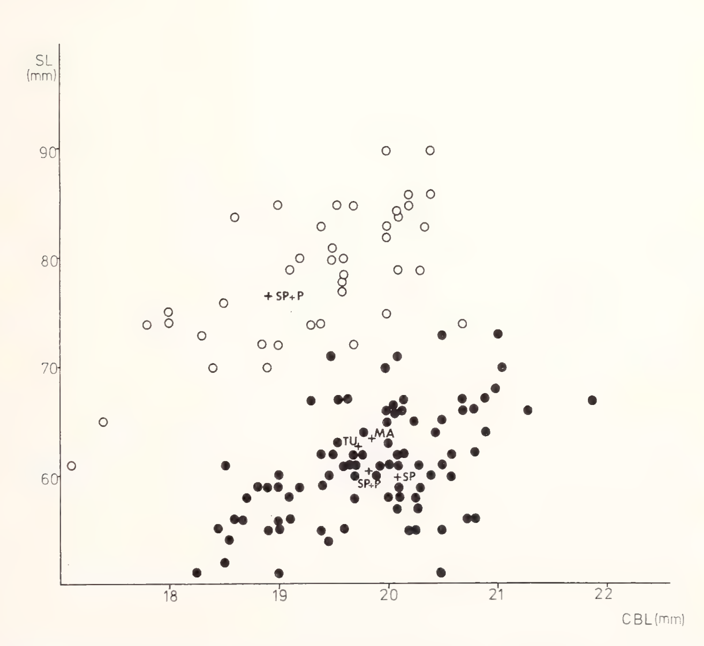



*Abb. 5.* Divariate Häufigkeitsellipsen von *Mus spretus* und *Mus musculus brevirostris* für die Maße Condylobasallänge (CBL) und Schwanzlänge (SL). *Mus spretus* ist durch geschlossene Kreise gekennzeichnet

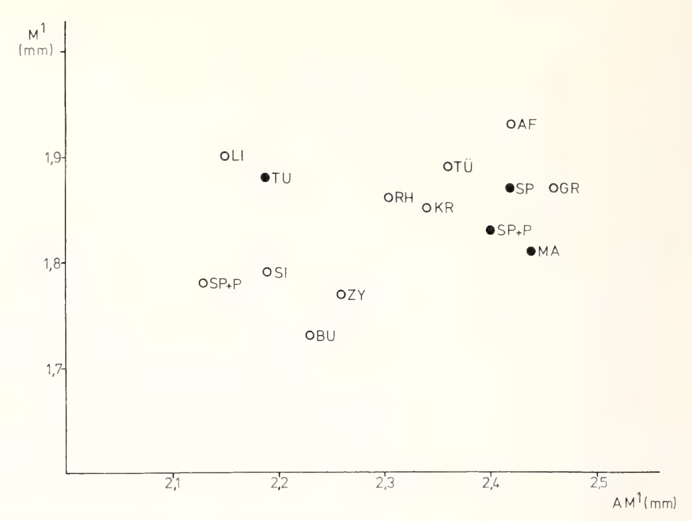



*Abb. 6.* Schwerpunkte der Häufigkeitsellipsen von 13 Hausmauspopulationen für die Maße „Abstand zwischen den ersten oberen Molaren" ($AM^1$) und „Länge des $M^1$" ($M^1$). *Mus spretus* ist durch geschlossene Kreise gekennzeichnet

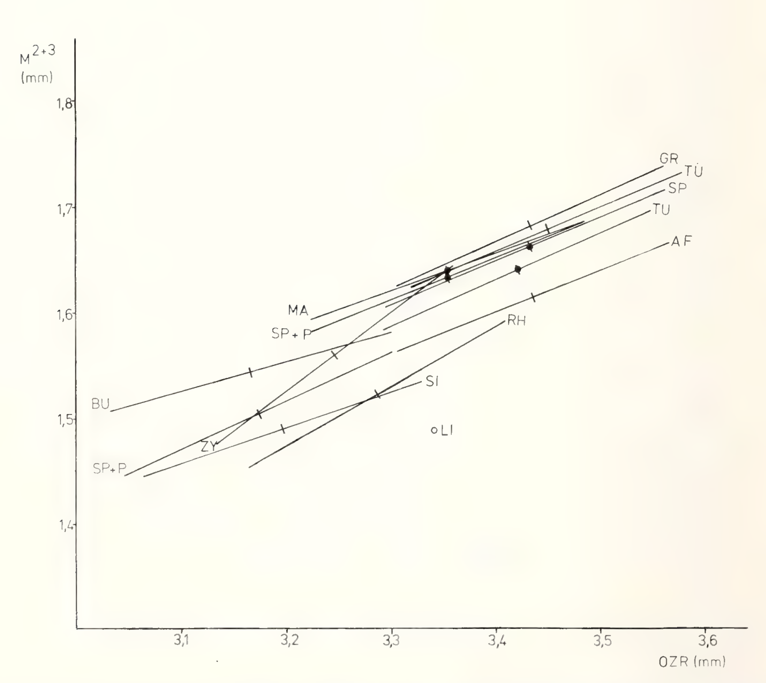



*Abb. 7.* Hauptachsen zu den Häufigkeitsellipsen von 12 Hausmauspopulationen für die Maße „Obere Zahnreihenlänge" (OZR) und „Länge von $M^{2+3}$". Für die libysche Population ist nur der Schwerpunkt der Ellipse eingetragen

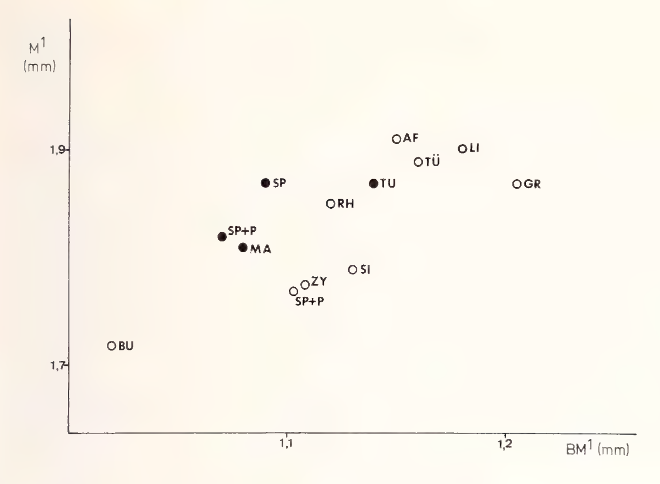



*Abb. 8.* Schwerpunkte zu den Häufigkeitsellipsen von 13 Hausmauspopulationen für die Maße „Breite des $M^1$" ($BM^1$) und „Länge des $M^1$" ($M^1$). *Mus spretus* ist durch geschlossene Kreise gekennzeichnet

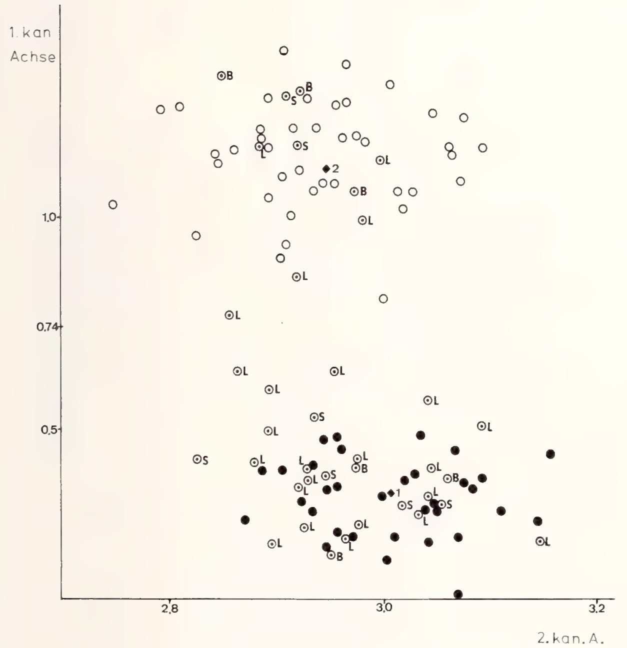



*Abb. 9.* Punkteschwärme von *M. m. brevirostris* aus Spanien und Portugal (offene Kreise) und *Mus spretus* (geschlossene Kreise) aus Porto Covo in Südportugal im Diskriminanzraum sowie fraglicher Populationen aus Lagos, Südportugal (L), Bejar (Salamanca, Spanien) (B) und Sines, Südportugal (S). Die Individuen der drei letzten Populationen sind durch offene Kreise mit Punkt gekennzeichnet

und *M. m. musculus* einschließlich *M. m. spicilegus* bekannt. Das gilt auch, wenn man sie statt auf die Körperlänge auf die Condylobasallänge bezieht (Abb. 5). Griechische Freilandhausmäuse, burgenländische *spicilegus* und *spretus* können danach jedoch nicht unterschieden werden.

Die Gaumenbreite ($AM^1$) ist im Verhältnis zur $M^1$-Länge bei iberischen und marokkanischen *spretus* groß, bei *brevirostris* gering. Der Trennwert des Maßpaares wird jedoch unter anderem dadurch fragwürdig, daß sich darin libysche *Mus musculus* und tunesische *Mus spretus* fast gleichen, die beide lange $M^1$ und schmale Gaumen besitzen (Abb. 6).

Schon Herold und Zimmermann (1960) haben gezeigt, daß *Mus musculus domesticus* stärker zur Reduktion der $M^3$ neigt als andere Formen europäischer Hausmäuse. Dies sollte sich in einer Verkürzung von $M^2 + M^3$ im Vergleich zur Länge der gesamten Zahnreihe äu-

ßern. Abb. 7 bestätigt diese Vermutung. Relativ kurze $M^2 + M^3$ haben danach außerdem andere Kommensalformen (*brevirostris*, *bactrianus*) ferner *Mus musculus praetextus* von Zypern.

Nach Abb. 8 haben iberische *Mus spretus* relativ breitere $M^1$ als iberische *Mus musculus brevirostris*. Darüber hinaus zeigt jedoch auch dieses Maßpaar eine uneinheitliche Verteilung.

Bei der Betrachtung von Maßpaaren lassen sich jeweils nur bestimmte Gruppen, jedoch niemals alle zugleich, trennen. Speziell für die sympatrischen Arten *Mus spretus* und *Mus musculus brevirostris* habe ich mich deshalb bemüht, eine vereinfachte Trennformel zu finden. Eine solche Trennfunktion, mit deren Hilfe anschließend 95% der Tiere richtig bestimmt werden konnten, lautet:

$$Y = 0{,}515\ M^1 + 0{,}451\ M^{2+3} + 0{,}339\ AM^1 - 0{,}646\ \text{Einbiß}$$

Für $Y > 2{,}0$ handelt es sich wahrscheinlich um *M. spretus*, sonst um *M. m. brevirostris*.

Schließlich wurde die Serie von Lagos (Südportugal) untersucht, in der NIETHAMMER (1956) 8 Tiere für intermediär zwischen *spretus* und *brevirostris* ansah. Auch bei Anwendung der Trennfunktion mit 17 Variablen waren einige von ihnen nicht sicher zuzuordnen (Abb. 9).

## Diskussion

Iberische Hausmäuse, die aufgrund der relativen Schwanzlänge in *Mus musculus* und *Mus spretus* getrennt worden waren, zeigen auch in Schädelmaßen derartige Unterschiede, das Einzeltiere danach mit Hilfe einer Diskriminanzfunktion weitgehend richtig bestimmt werden können. Intermediär wirkende Tiere können zwar auftreten (Abb. 9), sodaß gelegentliche Bastardierung nicht auszuschließen ist. Wahrscheinlich handelt es sich aber um Grenzfälle der innerartlichen Variation, da Semisterilität und ökologische Trennung gewichtige Bastardierungshemmnisse sind und Bastarde über Isoenzymmuster bisher nicht gefunden werden konnten.

Die von BONHOMME et al. (1978) als weitere Art aufgefaßten griechischen Hausmäuse ähneln morphometrisch türkischen und afghanischen *Mus*. Unterschiedlich in dieser Gruppe ist die relative Schwanzlänge (81% in Griechenland, 90% in der Türkei, 96% in Afghanistan). Da die afghanischen Hausmäuse zudem kommensal leben, ist diese Gruppe möglicherweise uneinheitlich.

Der relativ weite morphometrische Abstand zwischen griechischen Hausmäusen und solchen aus dem Burgenland entspricht einem großen enzymatischen Abstand, den BONHOMME et al. (1978) zwischen freilebenden griechischen Hausmäusen und solchen aus Ungarn (*spicilegus*) gefunden haben. Daraus folgt, daß diese griechischen Populationen keineswegs als *Mus spicilegus* bezeichnet werden dürfen, wenn es sich bei ihnen nicht überhaupt um Angehörige einer weiteren Art handelt. Ein Name für diese Gruppe scheint bisher nicht zu existieren, soll aber an dieser Stelle auch deshalb nicht vergeben werden, weil zuvor die Beziehungen zu den vorderasiatischen Hausmäusen zu klären wären.

Im Gegensatz zu den kommensalen Hausmäusen Europas, die sich morphometrisch und enzymatisch als relativ einheitlich erwiesen haben, ist also die Gruppe der Freilandformen heterogen. Dies scheint auch für eine Verhaltensweise, die Anlage besonderer Winterbaue zu gelten, die für *spicilegus* und griechische Freilandhausmäuse (ZIMMERMANN 1949) beschrieben worden, bei *Mus spretus* aber bisher nicht bekannt geworden sind. Die Anlage von besonderen Vorratshügeln schließlich ist bisher nur von *spicilegus* beschrieben.

Bereits STOLTE (1929) hat ostdeutsche Freilandhausmaus-♂♂ (*Mus musculus musculus*) mit Laborhausmaus-♀♀ (vermutlich gezüchtet aus der Kommensalform *M. m. domesticus*) unbegrenzt kreuzen können (wobei ihm die reziproke Kreuzung der Parentalgeneration jedoch nie gelang – vermutlich wegen zu starker Verhaltensunterschiede).

*Mus musculus musculus* und *Mus (musculus) spicilegus* sind über eine natürliche Hybridzone miteinander verbunden. Wie weit griechische Hausmäuse und *spicilegus* reproduktiv isoliert sind, bleibt zu überprüfen.

### Danksagung

Frau Dr. FRIEDERIKE SPITZENBERGER, Wien, und Herr Dr. R. HUTTERER, Bonn, haben Material ausgeliehen. Herr Prof. Dr. H. SCHNEIDER, Bonn, stellte die notwendige Zeit am Rechenzentrum zur Verfügung. Herr Prof. Dr. J. NIETHAMMER hat die Arbeit kritisch durchgesehen und ergänzt. Ihnen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

### Zusammenfassung

12 Hausmauspopulationen (Gattung *Mus*) aus dem Mittelmeergebiet, Vorderasien und Afghanistan wurden in 17 Maßen über eine Diskriminanzanalyse und in einzelnen Maßkombinationen auch bivariat verglichen. Dabei ergaben sich die folgenden vier Gruppen:
1. *Mus spretus*: Iberische Halbinsel, Marokko und Tunesien.
2. *Mus (musculus) spicilegus*: Burgenland (Österreich).
3. Kommensale, langschwänzige Hausmäuse, *M. m. domesticus*: Rheinland, *M. m. brevirostris*: Iberische Halbinsel, *M. m. praetextus*: Sizilien, Zypern.
4. Freilebende, kurzschwänzige Hausmäuse aus Griechenland, Hausmäuse aus der Türkei und langschwänzige, kommensale Hausmäuse aus Afghanistan.

Soweit die Populationen vergleichbar sind, spiegelt das Muster der morphometrischen Abstände recht gut das der isozymatischen (BONHOMME 1978) wider.

### Literatur

BARTLETT, M. S. (1938): Further aspects of the theory of multiple regression. Proc. Camb. Phil. Soc. **34**, 33–40.

BONHOMME, F., et al. (1978): Hybridation en laboratoire de *Mus musculus* L. et *M. spretus* Lataste. Experientia **34**, 1140.

— (1978): Sur l'existence en Europe de quatre groupes de Souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce, démontrée par la génétique biochimique. C. R. Acad. Sc. Paris, t. 287, Serie D, 631–633.

— (1979): Premières données sur la systématique biochimique des souris (genre *Mus* L.) en Afrique du Nord. (En presse).

BRITTON, J.; THALER, L. (1977): Evidence for the Presence of Two Sympatric Species of Mice (Genus *Mus* L.) in Southern France Based on Biochemical Genetics. Biochemical Genetics **16**, 213–225.

BRITTON-DAVIDIAN, J., et al. (1978): Lactate dehydrogenase polymorphism in *Mus musculus* L. and *Mus spretus* Lataste. Experientia **34**, 1144–1145.

DAVIES, R. G. (1971): Computer Programming in Quantitative Biology. London and New York: Academic Press.

NIETHAMMER, J. (1956): Insektenfresser und Nager Spaniens. Bonn. zool. Beitr. **7**, 249–295.

PELZ, H.; NIETHAMMER, J. (1978): Kreuzungsversuche zwischen Labor-Hausmäusen und *Mus spretus* aus Portugal. Z. Säugetierkunde **43**, 302–304.

REICHSTEIN, H. (1978): *Mus musculus* Linnaeus, 1758 – Hausmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. (Ed. by NIETHAMMER, J.; KRAPP, F.). Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.

SAGE, R. D. (1978): Genetic Heterogeneity in Spanish house mice. Mouse News Letters **58**, 56–57.

SELANDER, R. K. et al. (1969 a): Protein Polymorphism and Genetic Heterozygosity in Two European Subspecies of the House Mouse. Evolution, 379–390.

SELANDER, R. K. (1970): Biochemical Polymorphism in Populations of the House Mouse and Old-Field Mouse. In: BERRY, R. J.; SOUTHERN, H. N.: Variation in Mammalian Populations. Sympos. Zool. Soc. London **26**, 73–91.

SCHWARZ, E.; SCHWARZ, H. K. (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* Linnaeus. J. Mammalogy **24**, 59–72.

STOLTE, H. A. (1929): Zur Biologie der Ährenmaus (*Mus spicilegus* Heroldi Kraußе) und ihrer Bastarde mit der albinotischen Hausmaus. Verh. Dt. Zool. Ges. 1929.

REMPE, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93–140.

ZIMMERMANN, K. (1949): Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Hausmäuse. Zool. Jb. (Systematik) **78**, 301–322.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. HORST ENGELS, Rua Padre A. Vieira 22 r/c Dto., P-3000 Coimbra, Portugal

# Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit des Gesichtssinnes beim Frettchen, Mustela putorius f. furo L.

Von Trude Pontenagel und U. Schmidt

*Zoologisches Institut der Universität Bonn*

*Eingang des Ms. 15. 2. 1980*

**Abstract**

*Visual acuity and sensitivity in the ferret, Mustela putorius f. furo*

Investigated was the sensitivity of 5 ferrets (3 ♂♂, 2 ♀♀) (*Mustela putorius* f. furo) by means of a two choice training apparatus. The absolute visual threshold was found between $8.6 \times 10^{-5}$ and $8.6 \times 10^{-6}$ cd/m$^2$ ($\triangleq 2.7 \times 10^{-7} - 2.7 \times 10^{-6}$ asb). One albino did not differ in its threshold values.

Three adult ♂♂ ferrets were trained to distinguish striped patterns from grey patterns. The minimum visual resolution was 8′24″ at 220 lx and 17′24″ at 0.01 lx (distance from the target 50 cm).

## Einleitung

Das Frettchen, *Mustela putorius* f. furo, wird seit vielen Jahrhunderten als Haustier gehalten und für die Jagd auf Kaninchen verwendet. Trotz dieser langen Domestikationszeit gleicht es in Physiologie und Verhalten der ursprünglichen Wildform, dem Iltis, in bemerkenswerter Weise. Bei der Orientierung dieser dämmerungsaktiven Tiere spielt der olfaktorische Sinn eine ausschlaggebende Rolle (Apfelbach 1978), die Bedeutung und Leistung des Gesichtssinns ist noch nicht ausreichend geklärt.

Müller (1889) führte erstmals Untersuchungen über die visuelle Leistungsfähigkeit des Frettchens durch. Er sprach den Tieren eine ,,Empfindlichkeit von Licht und Schatten" zu und vermutete, daß sie nur bewegte Objekte wahrnehmen könnten. Durch Ortsdressuren und Labyrinthversuche konnten Müller (1930) und Pollard und Lewis (1969) und Pollard (1971) nachweisen, daß optische Hilfen zur Orientierung benutzt werden. Auch beim Beutefang können visuelle Auslöser von Bedeutung sein (Raeber 1944; Apfelbach 1973). Die wenigen Leistungsbestimmungen des Gesichtssinns lassen vermuten, daß Frettchen ein gutes Helligkeitsunterscheidungsvermögen besitzen (Gewalt 1959). Auch können sie optische Muster erkennen (Doty et al. 1967). Anhand der Formenunterscheidung wurde von Neumann und Schmidt (1959) auf die Sehschärfe geschlossen. In unseren Untersuchungen sollen die physiologischen Leistungsdaten des Gesichtssinns erstellt werden.

## Material und Methode

### Versuchstiere

Die Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit des visuellen Systems wurden mit 5 im Zoologischen Institut der Universität Bonn gehaltenen Frettchen (*Mustela putorius* f. furo) durchgeführt. 2 ♂♂ (E, O) und 2 ♀♀ (C, S) waren wildfarben, das ♂ B ein Albino. Alle Versuchstiere (Vt.) waren dressurnaiv. Zu Versuchsbeginn hatten die 3 adulten Rüden ein Alter von ca. 15 Monaten, die juvenilen Fähen von ca. 5 Monaten. Die Versuchstiere wurden im Institut in 2 geräumigen Außenkäfigen gehalten, die Rüden von den Fähen getrennt.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4506-0376 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 376–383
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

Während der Dressurversuche, die jeweils an 6 Wochentagen durchgeführt wurden, bekamen die Frettchen kleine Stücke Schweineherz als Belohnung (incl. Nachfütterung fraßen sie pro Tag ca. 100 g rohes Fleisch).

## Versuchsanlage

Die Versuchsanlage (Abb. 1), eine Zweifachwahlanlage, bestand aus undurchsichtigem Kunststoff (Trovidur) und war mit Plexiglas abgedeckt. Sie gliederte sich in 4 Abteilungen: den Aufenthaltsraum (A), den Vorraum (V), die Wahlkammern (W) und die beiden Rücklaufgänge (R), durch die die Versuchstiere nach ihrer Wahl wieder in den Aufenthaltsraum gelangen konnten. Alle Abschnitte waren durch Fall- (F) oder Schiebetüren (S) miteinander verbunden, die mit Hilfe von Seilzügen geöffnet werden konnten. Der Vorraum ging am Entscheidungspunkt (EP) in die – durch eine Trennwand untergliederten – gleich großen Wahlkammern über. Die Trennwand konnte je nach Art des Versuches auf 500 oder 1000 mm eingestellt werden, um den Wahlabstand zu variieren. In der Rückwand der Wahlkammern war jeweils ein Fenster ausgespart, in das die 200 × 200 mm großen Dressurzeichen eingeschoben wurden. Unterhalb der Dressurzeichen befanden sich Schwenktüren (ST), die sich in Richtung der Gänge öffneten und den Tieren den Weg in den Aufenthaltsraum freigaben. Unter der Wahlapparatur war ein Lichtpult angebracht; es zeigte durch Leuchtdioden an, auf welcher der Trittplatten (T) sich das Tier befand. Bei genügender Lichtintensität konnten die Versuchstiere durch eine, zwischen den Dressurzeichen angebrachte schmale Plexiglasscheibe, beobachtet werden.

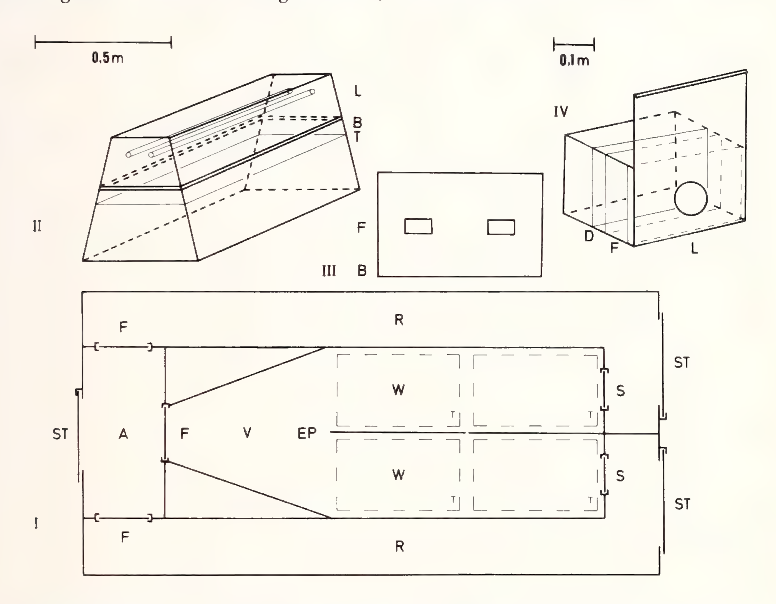



*Abb. 1.* Versuchsanlage: A = Aufenthaltsraum; EP = Entscheidungspunkt; F = Falltüren, R = Rücklaufgänge; S = Schwenktüren; ST = Schiebetüren; T = Trittplatten; W = Wahlkammern. II. Beleuchtungsanlage: B = Blendeneinschub; L = Leuchtstoffröhren; T = Transperentfolie; III. Blende = B; F = Filter. IV. Lichtkasten: F = Filtereinschub; L = Lichtaustrittsöffnung; D = Diffusor

Zur Bestimmung der visuellen Sensitivität wurde ein Lichtkasten (Abb. 1, IV) benutzt, der sich wie ein Dressurzeichen in die Wahlapparatur einschieben ließ. Das Licht wurde durch eine 6-Volt-Gleichstromlampe erzeugt. Zwei Diffusorscheiben (D), innerhalb des Lichtkastens, sorgten für eine gleichmäßige Ausleuchtung des Anweisers. Die Lichtaustrittsöffnung (L) hatte einen Durchmesser von 80 mm. Die Lichtintensität konnte in 8 Stufen durch Grau-Filter (F) reguliert werden, die direkt hinter der Lichtaustrittsöffnung eingeschoben wurden. Die Leuchtdichte der ersten 3 Stufen wurde mit Hilfe eines Photometers (Salford Electrical Instruments LTD) gemessen; bei den niedrigen Intensitäten mußten die Leuchtdichtewerte extrapoliert werden. Die Leuchtdichte des Anweisers lag zwischen 8,6 cd/m$^2$ (Stufe I) und 8,6 × 10$^{-7}$ cd/m$^2$ (Stufe VIII). Als negatives Dressurzeichen diente eine matt-schwarz lackierte Metallplatte.

Die Gleichraster wurden auf photographischem Wege hergestellt (Photopapier Agfa BH 113). Bei der Ermittlung des Minimum separabile wurde die Dressurapparatur mit Hilfe eines Lichtkastens (Abb. 1, II und III) ausgeleuchtet, der dem hinteren Abschnitt der Wahlkammern auflag. Die Intensität

des Lichtes zweier Leuchtstoffröhren (L) (Osram L 20 W/19 Daylight de Lux) konnte durch eine Blende (B) reguliert werden, in die Grau-Filter (F) (Gelatine-Filter Nr. D = 1,0 der Firma Götting-Farbfilter) eingesetzt wurden. Als negative Dressurzeichen dienten Gleichraster von 0,48 mm Streifenbreite und in den Kontrollversuchen ungerasterte Grauwerte verschiedener Helligkeit. Die Beleuchtungsstärke wurde im Mittelpunkt des Dressurzeichens gemessen (Belichtungsmesser AEG – UME).

## Versuchsablauf

Nach einer Anlernphase, in der die Versuchstiere in die Anlage eingewöhnt wurden, lernten sie, bei einem Wahlabstand von 100 cm, die leuchtende Kreisscheibe von dem negativen Dressurzeichen – der matt-schwarzen Metallplatte – zu unterscheiden. Öffnete sich die Tür des Aufenthaltsraumes zum Vorraum hin, liefen die Versuchstiere in diesen hinein und wählten eine der beiden Kammern. Dort liefen sie auf die Schwenktür zu, stießen diese auf, um dahinter nach dem Fleischstück zu suchen. Nachdem die Versuchstiere die Schwenktür passiert hatten, wurde diese geschlossen, um eine Korrektur zu vermeiden. Befanden sich die Frettchen wieder im Aufenthaltsraum, wurden die Dressurzeichen gewechselt und der nächste Lauf erfolgte. Pro Tag konnten durchschnittlich 20 Läufe mit jeweils einer Helligkeitsstufe absolviert werden. Der Dressurerfolg stellte sich bei ♀ C, ♀ S, ♂ B und ♂ O nach 80 Läufen ein (= 6–18 Versuchstagen). Nach 160 Läufen (= 11 Versuchstagen) hatte auch das ♂ E das Dressurziel erreicht. Bei höheren Lichtintensitäten blieb die Beleuchtung während des Versuches gleich; bei Versuchen mit geringer Leuchtdichte wurde nach jedem 6. Lauf ein Dressurzeichen geboten, dessen Leuchtdichtewert um 2 Stufen höher lag. Dadurch konnte eine gleichmäßige Wahlsicherheit aufrecht erhalten werden. In den Reihen mit geringer Beleuchtungsstärke wurden die Versuchstiere vor Versuchsbeginn 20 min. dunkel adaptiert.

Bei der Dressur zur Bestimmung des Minimum separabile fand während der Andressur ein senkrechtes Gleichraster von 4 cm Streifenbreite Verwendung (Wahlabstand 50 cm). Um einen großen Kontrast zwischen positivem und negativem Dressurzeichen zu bieten, wurde als negativer Stimulus in der Anlernphase wieder die schwarze Metallplatte benutzt.

Da die Frettchen sehr schnell in den Vorraum einliefen und dabei nicht auf die Dressurzeichen achteten, wurde ein Plexiglasscheibe am Entscheidungspunkt eingeschoben, die die Wahlkammern verschloß. Durch das Abstoppen am Entscheidungspunkt verbesserte sich die Wahlsicherheit beträchtlich. Die Plexiglasscheibe wurde stets 3 s nach Öffnen der Tür hochgezogen. Eine Wahlbeeinträchtigung durch den Experimentator trat nicht auf, da die Versuchstiere während dieser Zeit nicht beobachtet wurden. Waren die Versuchstiere in die gewählte Kammer gelaufen, wurde die Scheibe heruntergelassen, um eine Korrektur der Wahl zu vermeiden. Bei negativer Wahl mußten die Versuchstiere ca. 5 s in

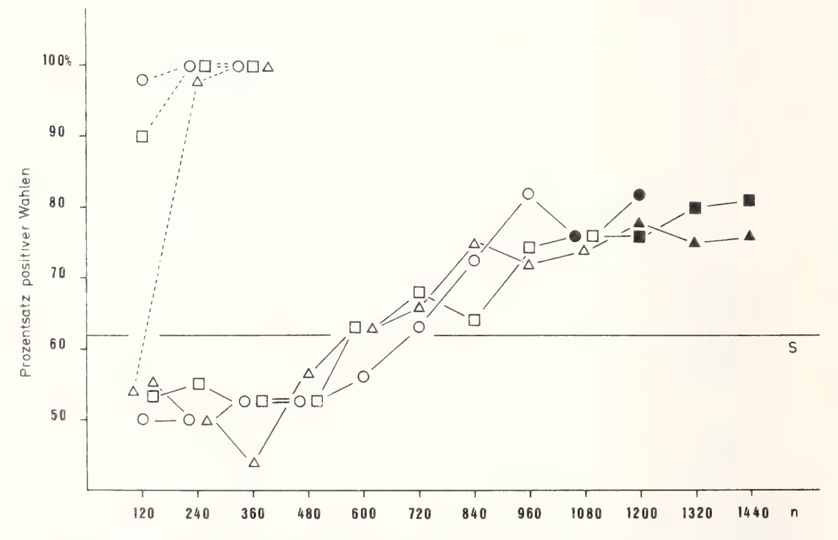



*Abb. 2.* Lernkurven der ♂♂ Versuchstiere. Abszisse = Anzahl der Läufe (n); Ordinate = Prozentsatz positiver Wahlen. S = Signifikanzgrenze ($p < 0{,}01$); unterbrochene Linien = Untersuchungen der visuellen Sensitivität; ausgezogene Linien = Dressur auf Gleichraster; offene Symbole = schwarzer Anweiser als Negativzeichen; ausgefüllte Symbole = Positiv- und Negativanweiser besitzen gleichen Helligkeitswert

der Wahlkammer verharren, erst danach konnten sie in den Aufenthaltsraum zurück und den nächsten Lauf beginnen. Bei allen Experimenten kann eine Beeinflussung der Wahlen durch olfaktorische Reize ausgeschlossen werden, da stets beide Wahlkammern beködert und die Dressurzeichen häufig erneuert wurden. Nur ganz allmählich lernten sie das Streifenmuster von der schwarzen Metallplatte zu unterscheiden. Es dauerte bei ♂ E und ♂ O 600, bei ♂ B 720 Läufe, bis sich ein Dressurerfolg einstellt. Nach insgesamt 1080 Läufen mit ♂ E und ♂ O und 960 mit ♂ B wurde die schwarze Metallplatte gegen eine Grau-Tafel als negatives Dressurzeichen ausgetauscht (Abb. 2).

## Ergebnisse

### Visuelle Sensitivität

In Abbildung 3 ist der Prozentsatz der positiven Wahlen der 5 Versuchstiere bei den 8 Leuchtdichtestufen dargestellt. Da die Versuchstiere eine zeitlich sehr unterschiedliche Laufbereitschaft zeigten, schwankte die Anzahl der Läufe bei den einzelnen Werten. Die Gesamtzahl der Dressurläufe in dieser Versuchsreihe lag bei den Versuchstieren zwischen 630 und 1260. Die Versuchstiere unterschieden sich hinsichtlich ihrer Dressurleistung nur unwesentlich. Der Prozentsatz positiver Wahlen liegt bei den Fähen im Durchschnitt etwas höher als bei den Rüden. Dies ist zum einen auf ihr ausgeglicheneres Temperament, zum anderen auf die längere Andressur und die dadurch erhöhte Dressursicherheit zurückzuführen. Die absolute visuelle Schwelle bewegt sich jedoch bei Rüden und Fähen im gleichen Bereich; auch sind keine Unterschiede zwischen den wildfarbenen Tieren und dem Albino festzustellen. Die absolute Schwelle liegt bei ♀ C, ♀ S, ♂ B und ♂ E bei einer Leuchtdichte von $8{,}6 \times 10^{-5}$ cd/m², das ♂ O wählte bis zu einer Leuchtdichte von $8{,}6 \times 10^{-7}$ cd/m² positiv.

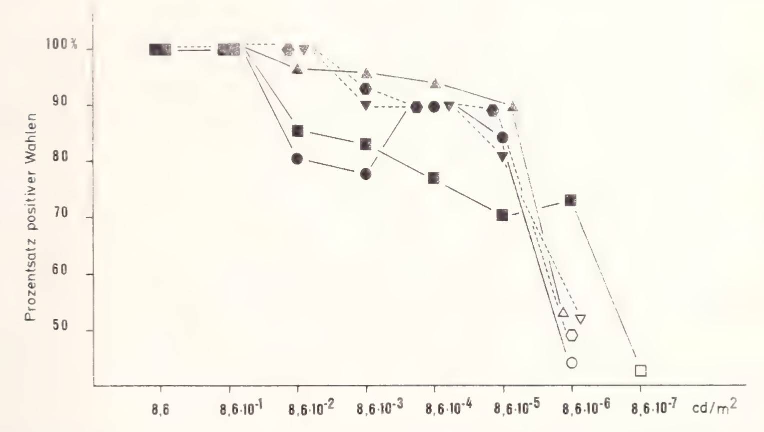



*Abb. 3.* Wahlleistung der Versuchstiere bei der Ermittlung der visuellen Sensitivität. Abszisse = Leuchtdichtewerte (cd/m²) des positiven Anweisers; Ordinate: Prozentsatz positiver Wahlen. Ausgezogene Linien = ♂♂; gestrichelte Linien = ♀♀; ausgefüllte Symbole = signifikante Wahlen ($p < 0{,}01$); offene Symbole = nicht signifikant

### Sehschärfe

Bei der Sehschärfebestimmung wurden die verschiedenen Streifenbreiten in gemischter Reihenfolge geboten. Dadurch war im gesamten Bereich eine gleichbleibende Wahlsicherheit gewährleistet. Die Dressur auf Gleichraster schien sehr viel schwieriger als die Helligkeitsunterscheidung. Bei diesen Experimenten überschritten die positiven Wahlen nur in 2 Fällen 90%. Die Dressurleistung schwankte im Laufe der Zeit beträchtlich. Für jede Streifenbreite wurden pro Tier 60 bis 120 Läufe durchgeführt.

Da die Beleuchtungsverhältnisse für das Sehen eine ausschlaggebende Rolle spielen, wurde die Bestimmung des Minimum separabile bei zwei Beleuchtungsstärken – 220 lx und 0,01 lx – durchgeführt. Die Ergebnisse (Abb. 4 und 5) sind für die 3 Versuchstiere gleich: Bei einer Beleuchtungsstärke von 220 lx erkannten die Versuchstiere aus 50 cm Abstand eine Streifenbreite von 12,5 mm; das entspricht einem physiologischen Sehwinkel von 8′24″. Bei 0,01 lx fällt das Minimum separabile auf 17′24″ (≙ 25 mm aus 50 cm Abstand) ab.

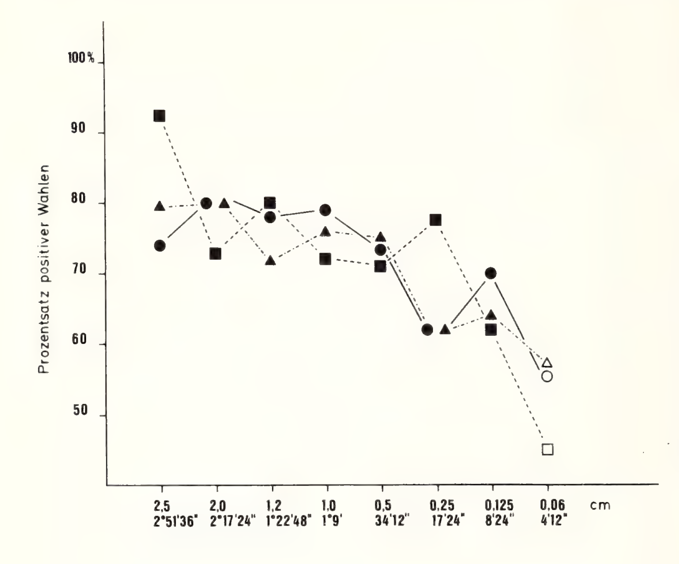



*Abb. 4.* Wahlleistung der ♂♂ Versuchstiere bei der Sehschärfebestimmung (Beleuchtungsstärke 220 lx). Abszisse = Streifenbreite des positiven Dressurzeichens (cm) und der zugehörige Sehwinkel; Ordinate = Prozentsatz positiver Wahlen. Ausgefüllte Symbole: signifikante Wahlen ($p < 0{,}01$); offene Symbole: nicht signifikant ♂ B = —; ♂ E = - · - · -; ♂ O = - - -

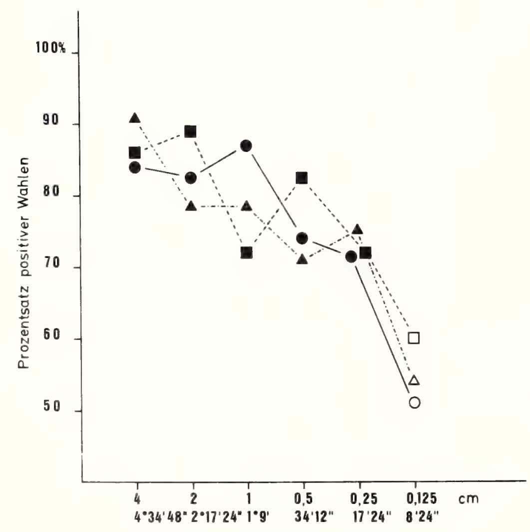



*Abb. 5.* Wahlleistung der ♂♂ Versuchstiere bei der Sehschärfebestimmung (Beleuchtungsstärke 0,01 lx). Abszisse = Streifenbreite des positiven Dressurzeichens (cm) und der zugehörige Sehwinkel; Ordinate = Prozentsatz positiver Wahlen; ausgefüllte Symbole: signifikante Wahlen ($p < 0{,}01$); offene Symbole: nicht signifikant. ♂ B = —; ♂ E = -·-·-; ♂ O = - - -

## Diskussion

Obwohl das Frettchen eines der ältesten Haustiere darstellt – es wird schon in römischer Zeit (STRABO 63 v. Chr.–20 n. Chr.) als Hilfe bei der Kaninchenjagd erwähnt – hat es viele ursprüngliche Merkmale des freilebenden Iltis behalten. Wegen seiner Zahmheit eignet es sich ausgezeichnet für Untersuchungen im Labor, und in den letzten Jahren wird es als Modell für die Erforschung des Verhaltens und der Physiologie der Musteliden verwendet (POLLARD et al. 1967; APFELBACH und EBEL 1975; APFELBACH und WESTER 1977). Die Versuche von RÄBER (1944) und APFELBACH (1973) hatten gezeigt, daß der Gesichtssinn beim Nahrungserwerb der Frettchen eine Rolle spielt. Auch die Ortsdressuren und Dressuren im „Irrgarten“ die MÜLLER (1930), POLLARD und LEWIS (1969) und POLLARD (1971) durchführten, zeigten, daß die Frettchen optische Hilfen zur Orientierung benutzen.

Die histologischen Untersuchungen von BAUMEISTER (1975), KRAUSE (1888), STUTNITZ (1952) und GEWALT (1959) hatten ergeben, daß der Bau des Auges von Frettchen und Steinmarder zahlreiche Merkmale aufweisen, die es als besonders geeignet für das Sehen in der Dämmerung erscheinen läßt. Die Retina ist aus Stäbchen und Zapfen aufgebaut, (im Verhältnis Stäbchen: Zapfen = 25 – 30 : 1). Im Gegensatz zu der großen Anzahl von Stäbchen waren wenig Ganglienzellen zu finden. Auf einen Retinaabschnitt von $100\mu^2$ entfallen nur 5–7 Ganglienzellen, hingegen bis zu 120 Stäbchen und durchschnittlich 8 Zapfen. Diese große Konvergenz der Stäbchen deutet auf ein relativ geringes Formenunterscheidungsvermögen bei Frettchen hin, zum anderen auf recht lichtempfindliche Augen. Außer dem Netzhautaufbau spricht die große, weit in den Glaskörper hineinragende Linse und das Vorhandensein eines mehrschichtigen Tapetum lucidum cellulosum für ein gutes Sehvermögen in der Dämmerung. Der Bau der Retina und Chorioidea des albinotischen Frettchens zeigte eine weitgehende Übereinstimmung mit denen anderer Musteliden. Jedoch fehlt in der gesamten Pigmentepithelschicht der Retina das Pigment.

Aus dem für Dämmerungstiere typischen Augenaufbau ist eine hohe absolute Lichtempfindlichkeit zu erwarten. Die visuelle Sensitivität liegt nach unseren Befunden sowohl beim albinotischen als auch beim pigmentierten Tier zwischen $8{,}6 \times 10^{-5}$ bzw. $8{,}6 \times 10^{-6}$ cd/m² ($\triangleq 2{,}7 \times 10^{-6}$ bzw. $2{,}7 \times 10^{-7}$ asb). Mit ähnlichen Methoden wurde von NEUWEILER (1962) für den Flughund eine absolute Schwelle von $4 \times 10^{-7}$ asb bestimmt. In derselben Größenordnung liegen die Werte für die Katze (DUKE – ELDER 1958; $5{,}8 \times 10^{-6}$ asb) und für verschiedene Eulenarten (OEHME 1961; $1{,}5 \times 10^{-6}$ asb). Trotz der besonderen Ausbildung der Augen für das Sehen in der Dämmerung, sehen diese Dämmerungstiere nicht besser als der Mensch, dessen absolute visuelle Schwelle bei $8{,}5 \times 10^{-8}$ asb liegt (PIRENNE und DENTON 1958). Die Absolutzahlen sind jedoch nur bedingt zu vergleichen, da die Ergebnisse in starkem Maße von der Methode abhängen.

Größere Unterschiede finden sich bei der Sehschärfe. Erste Versuche zur Bestimmung der Sehschärfe bei Musteliden wurden von NEUMANN und SCHMIDT (1959) mit Frettchen (Albino) und Iltisfrettchen durchgeführt. Die Versuchstiere mußten geometrische Formen (Kreis, Quadrat) im Größenbereich von 30–60 mm Durchmesser aus einer Entfernung von 1 m unterscheiden. Es gelang bis zu einer Flächendifferenz von 16,5%, was einem Sehwinkel von 16′22″ entspricht. Die Leistung blieb in einem Helligkeitsbereich von 260 – 0,1 lx konstant. Obwohl NEUMANN und SCHMIDT (1959) eine sehr unterschiedliche Methode zur Sehschärfebestimmung verwendeten, lassen sich ihre Ergebnisse mit den von uns erstellten Werten vergleichen. Es wurden in beiden Untersuchungen keine nennenswerten Abweichungen der Leistungen beim Iltisfrettchen und beim Albino gefunden. Die in vielen Dressuren geringeren Leistungen der Albinos gegenüber pigmentierten Tieren, (MÜLLER 1930; GEWALT 1959) werden von NEUMANN und SCHMIDT (1959) auf Augenfehler zurückgeführt, die bei vielen Albinos vorkommen. Die Differenz zwischen dem von NEUMANN und SCHMIDT (1959) erstellten Minimum separabile (16′22″) und unseren Ergebnissen (8′24″) ist höchstwahrscheinlich auf methodische Unterschiede zurückzuführen. Entscheidend wird die Seh-

schärfe von der Beleuchtungsstärke beeinflußt (Neuweiler 1962). Auch bei Frettchen nimmt die Sehschärfe bei Verringerung der Lichtintensität ab. Sie vermindert sich, wird die Beleuchtungsstärke von 220 auf 0,01 lx herabgesetzt, um ca. die Hälfte. Eine ähnliche Relation findet sich auch bei Vampirfledermäusen (Manske und Schmidt, 1977).

Ein Vergleich mit anderen Tierarten zeigt, daß die Frettchen in etwa gleich liegen wie der Rothirsch (11'18", Backhaus 1956), das Opossum (11', Warkentin 1937), der Indische Elefant (10'20", Altevogt 1955), die Bergziege (9'30" Backhaus 1956) und der Esel (8'30", Backhaus 1956). Viele Kleinsäuger besitzen ein sehr viel schlechteres optisches Auflösungsvermögen: z. B. Goldhamster (64', Rahmann 1961), Berglemming (36', Rahmann und Esser 1965), Chinchilla-Kaninchen (30', Thomas 1964), Ratte (20', Hermann 1958), Flughund (18', Neuweiler 1962); bei stark optisch orientierten Arten ist jedoch das Minimum separabile meist geringer: z. B. Spitzhörnchen (6'18", Schäfer 1969), Katze (5'30", Smith 1936) und Galago (4'28", Treff 1967).

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß die Augen des Frettchens besonders auf das Sehen in der Dämmerung eingerichtet sind. Die absolute Sensitivität liegt im gleichen Größenordnungsbereich wie bei anderen dunkelaktiven Tieren. Obwohl ihre Sehschärfe ausreicht recht diffizile Formen zu erkennen, läßt das nur langsame Lernen des Streifenmusters vermuten, daß der visuelle Sinn gegenüber dem olfaktorischen und akustischen Sinn von untergeordneter Bedeutung ist.

## Zusammenfassung


Durch futterbelohnte Simultandressur wurde mit 5 Frettchen (*Mustela putorius* f. furo) (3 ♂♂, 2 ♀♀) die visuelle Sensitivität bestimmt. Die absolute visuelle Empfindlichkeit liegt zwischen $8{,}6 \times 10^{-5}$ und $8{,}6 \times 10^{-6}$ cd/m² ($\triangleq 2{,}7 \times 10^{-7} - 2{,}7 \times 10^{-6}$ asb).

Die Sehschärfe wurde bei 3 ♂♂ Versuchstieren mit Hilfe einer Dressur auf Gleichraster ermittelt. Bei 220 lx kann das Minimum separabile mit 8'24", bei 0,01 lx mit 17'24" angegeben werden (Wahlabstand 50 cm).


## Literatur


Altevogt, R. (1955): Das visuelle Minimum separabile eines indischen Elefanten. Z. vergl. Physiol. **37**, 325–337.

Apfelbach, R. (1973): Woran erkennt ein Raubtier seine Beute. Umschau **73**, 453–457.

— (1978): A sensitive phase for the development of olfactory preference in ferrets (*Mustela putorius* f. furo L.). Z. Säugetierkunde **43**, 289–295.

Apfelbach, R.; Ebel, K. (1975): Vom Suchbildverhalten des Frettchens (*Putorius furo*) beim Beutefang. Z. Säugetierkunde **40**, 378–379.

Apfelbach, R.; Wester, U. (1977): The quantitative effect of visual and tactile stimuli on the prey-catching behavior of ferrets (*Putorius furo* L). Behavioural Processes **2**, 187–200.

Backhaus, D. (1956): Experimentelle Untersuchungen über die Sehschärfe und das Farbsehen einiger Huftiere. Z. Tierpsychol. **16**, 445–467.

Baumeister, W. (1975): Studies on the retina and choroid of Mustelidae (*Martes fiona* and *Putorius furo*). Zool. Beitr. **21**, 143–160.

Doty, B. A.; Jones, C. N.; Doty, L. A. (1967): Learning set formation by mink, ferrets, skunks and cats. Science **155**, 1579–1580.

Duke-Elder, St. (1958): The eye in evolution. London: Kimpton.

Gewalt, W. (1959): Beiträge zur Kenntnis des optischen Differenzierungsvermögens einiger Musteliden, mit besonderer Berücksichtigung des Farbensehens. Zool. Beitr. N.F. **5**, 117–175.

Hermann, G. (1958): Beiträge zur Physiologie des Rattenauges. Z. Tierpsychol. **15**, 462–518.

Krause, W. (1888): Über die Retinazapfen der nächtlichen Tiere. Arch. mikrosop. Anat. **19**.

Manske, U.; Schmidt, U. (1976): Visual acuity of the vampire bat, *Desmodus rotundus*, and its dependence upon light intensity. Z. Tierpsychol. **42**, 215–221.

Müller, D. (1930): Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Musteliden. Z. vergl. Physiol. **12**, 293–328.

Müller (1889): in Möbes, K. W. G.: Bibliographie des Kaninchens, nebst Anhang I. Das Frettchen. II. Das Meerschweinchen. Akademischer Verlag Halle, Halle, Frankfurt/a. M.

Neumann, F.; Schmidt, H. D. (1959): Optische Differenzierungsleistungen von Musteliden; Versuche an Frettchen und Iltisfrettchen. Z. vergl. Physiol. **42**, 199–205.

Neuweiler, G. (1962): Bau und Leistung des Flughundauges (*Pteropus giganteus gig.* Brünn.). Z. vergl. Physiol. **46**, 13–56.

Oehme, H. (1961): Vergleichend histologische Untersuchungen an der Retina von Eulen. Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog. **79**, 438–478.
Pirenne, M. H.; Denton, E. J. (1951): Quanta and visual thresholds. J. opt. soc. Amer. **41**, 426.
Pollard, J. S.; Beale, J. L.; Lysons, A. M.; Preston, A. C. (1967): Visual discrimination in the ferret. Percept. Mot. Skills. **24**, 279–282.
Pollard, J. S.; Lewis, R. F. V. (1969): Ferrets do learn mazes. J. Biol. Psychol. **11**, 40–43.
Pollard, J. S. (1971): Learning rate and use of visual information in five animal species. Aust. J. Psychol. **23**, 29–34.
Räber, H. (1944): Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas an einem Hausmarder (*Martes fiona*) und einem Iltis (*Putorius putorius*). Rev. Suisse Zool. **51**, 293–323.
Rahmann, H. (1961): Einfluß des Pervitins auf Gedächtnisleistungen, Verhaltensweisen und einige physiologische Funktionen von Goldhamstern. Pflügers Archiv ges. Physiol. 247–263.
Rahmann, H.; Esser, M. (1965): Bestimmung der Sehschärfe (Minimum separabile) sowie Dressurverhalten des skandinavischen Berglemmings (*Lemmus lemmus* L.). Z. Säugetierkunde **30**, 47–53.
Schäfer, D. (1969): Untersuchungen zur Sehphysiologie des Spitzenhörnchens, *Tupaia glis* (Diard, 1820). Z. vergl. Physiol. **63**, 204–226.
Smith, K. U. (1936): Visual discriminatio in the cat: II. A further study of the capacity of the cat for visual figure discrimination. J. gen. Psychol. **49**, 125.
Strabo (um Chr. G.): Geographika Triton. Cap. II, 6.
Stutnitz, G. von (1952): Physiologie des Sehens. 2. Aufl. Leipzig.
Thomas, N. (1964): Die Sehschärfe des Chinchilla-Kaninchens (*Chinchilla laniger*). Staatsexamensarbeit Zoolog. Inst. Universität Münster.
Treff, H.-A. (1967): Tiefenschärfe und Sehschärfe beim Galago (*Galago senegalensis*). Z. vergl. Physiol. **54**, 26–57.

*Anschrift der Verfasser:* Trude Pontenagel und Prof. Dr. Uwe Schmidt, Zoologisches Institut, Poppeldorfer Schloß, D-5300 Bonn

## BEKANNTMACHUNG

## Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V. am 23. September 1980 im Hörsaal N3 der Universität, Hörsaalzentrum Morgenstelle, in Tübingen

Der 1. Vorsitzende, Herr Röhrs, eröffnet die Versammlung um 16.30 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr Kuhn verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1979:
   Im Berichtsjahr erschien der 44. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde" in 6 Heften mit zusammen 384 Seiten.
   Neu aufgenommen wurden seit der letztjährigen Tagung 21 Mitglieder. Ihren Austritt zum Jahresende 1979 erklärten 7 Mitglieder. Durch den Tod verlor die Gesellschaft 5 Mitglieder: Prof. Dr. Eduard Amtmann, Frau Dr. Jutta Frädrich, Dr. Emil Kattinger, Prof. Dr. Dr. Dr. Hans Nachtsheim (Mitglied seit dem Gründungsjahr 1926) und Dr. Edwin Reinwaldt.
   Auf Einladung der Kollegen vom Anthropologischen Institut der Universität, vom Zoologischen Museum der Universität und vom Zoologischen Garten versammelte sich die Gesellschaft vom 24. bis zum 28. September 1979 zu ihrer 53. Hauptversammlung in Zürich. 125 Mitglieder und Gäste erlebten 53 Vorträge und Filme. Eine Führung durch den Zoologischen Garten und eine Exkursion nach Einsiedeln, Arth Goldau und Luzern beschlossen die harmonische Tagung.

3. Herr EVERTS verliest den Kassenbericht für das Geschäftsjahr 1979.
4. Herr KUHN verliest die Berichte der Kassenprüfer, der Herren DITTRICH und WÄCHTLER, die zu Beanstandungen keinen Anlaß gefunden hatten.
5. Die Anträge auf Entlastung des Schatzmeisters und des Vorstandes für das Geschäftsjahr 1979 werden einstimmig angenommen.
6. Für das Geschäftsjahr 1980 werden als Kassenprüfer die Herren DITTRICH und WÄCHTLER einstimmig wiedergewählt, als ihr Stellvertreter Herr KRUSKA.
7. Da die Kosten der ,,Zeitschrift für Säugetierkunde" 1981 einschließlich Versand je Vollmitglied 71,– DM und je studentisches Mitglied 48,– DM betragen werden, ist eine Erhöhung der Jahresbeiträge unvermeidlich. Bei 3 Enthaltungen werden die Mitgliederbeiträge für das Jahr 1981 wie folgt festgesetzt: für Vollmitglieder 75,– DM, für Studenten 50,– DM.
8. Die Mitglieder nehmen einstimmig eine Einladung durch die Herren MOELLER und POHLEY nach Heidelberg für die 55. Jahresversammlung an, die wahrscheinlich zwischen dem 21. und 26. September 1981 stattfinden wird. Ferner sprechen sie sich dafür aus, 1982 einer Einladung nach Salzburg zu folgen. Für spätere Jahre liegen Einladungen durch die Herren NOBIS nach Bonn und KLÖS nach Berlin vor.
9. a. Die Gesellschaft sendet Herrn POHLE ein Glückwunschtelegramm zu seinem 88. Geburtstag.
   b. Auf den 3. Internationalen Theriologen-Kongreß in Helsinki am 16.–20. 8. 1982 wird hingewiesen. Interessenten können Unterlagen erhalten über:
      III. International Theriological Congress
      The Secretary's Office
      University of Helsinki
      Hallituskatu 8
      SF-00100 Helsinki 10, Finnland
   c. Herr KUHN berichtet über Schwierigkeiten bei der Durchführung des Washingtoner Artenschutzabkommens und über geplante Erlasse und Verordnungen zum Schutz von Säugetieren. Er bittet um Informationen, damit die Gesellschaft in derartigen Fragen künftig rechtzeitig ihren Standpunkt geltend machen kann. Allgemein ist zu bemängeln, daß eine Flut neuer Vorschriften geplant ist, obwohl bestehende Bestimmungen nur ungenügend durchgesetzt werden. So wird der Besitz illegal importierter Tiere nicht verfolgt, und mit Hilfe der EG-Klausel wird das Washingtoner Artenschutzabkommen durch Importe aus Belgien unterlaufen.
   d. Die Gesellschaft unterstützt einen Antrag der Herren FIEDLER und PODUSCHKA an die österreichische Regierung, Österreich möge dem Washingtoner Artenschutzabkommen beitreten.

Die Sitzung endet um 17.15 Uhr.

| Prof. Dr. M. RÖHRS | Prof. Dr. H.-J. KUHN | Prof. Dr. J. NIETHAMMER |
|---|---|---|
| 1. Vorsitzender | Geschäftsführer | Schriftführer |

*Neuerscheinung:*

## Untersuchungen über Möglichkeiten der Erhöhung der Produktivitätszahlen beim Schaf mit Hilfe von Gebrauchskreuzungen

Ein zusammenfassender Bericht über die von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) auf diesem Gebiet 1969 bis 1979 geförderten Arbeiten des Gießener Tierzucht-Instituts
„Gießener Schriftenreihe Tierzucht und Haustiergenetik", Band 43
Von RUDOLF WASSMUTH und OTTO JATSCH. 1980. 88 Seiten mit 32 Abbildungen und 18 Tabellen. Kartoniert DM 20,–

*Neuerscheinung:*

## Palatability and Flavor Use in Animal Feeds Schmackhaftigkeit des Futters und Flavor-Anwendung

First International Symposium on Palatability and Flavor Use in Animal Feeds, 10.–11. October 1978 in Zurich
Mit Beiträgen von 17 Autoren, zusammengestellt von HANS BICKEL

Heft 11 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung"; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde"
1980. 148 Seiten mit 27 Abbildungen und 77 Tabellen. Texte englisch, deutsch oder französisch, mit englischer und deutscher, von Fall zu Fall auch französischer Zusammenfassung. Kartoniert DM 58,–

Wesentliche Voraussetzung der heutigen, auf hohe Leistung ausgerichteten Tierproduktion ist eine bedarfsgerechte Fütterung. Welche Möglichkeiten sich Wissenschaft und Praxis bieten, um durch Verwendung von Aromastoffen die Beliebtheit des Futters zu verbessern, wird in den 17 Beiträgen dieses Heftes geprüft.

*Neuerscheinung:*

## Beziehungen zwischen biochemischen Markergenen und Leistungseigenschaften beim Rind

Heft 2 der „Fortschritte der Tierzüchtung und Züchtungsbiologie"; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie"
Von DORETTE ZWIAUER. 1980. 112 Seiten mit 3 Abbildungen und 69 Tabellen. Kartoniert DM 48,–

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

---

*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 198.— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 3 ,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

# Diese Sauen-Monographie haben Fachleute schon lange erwartet

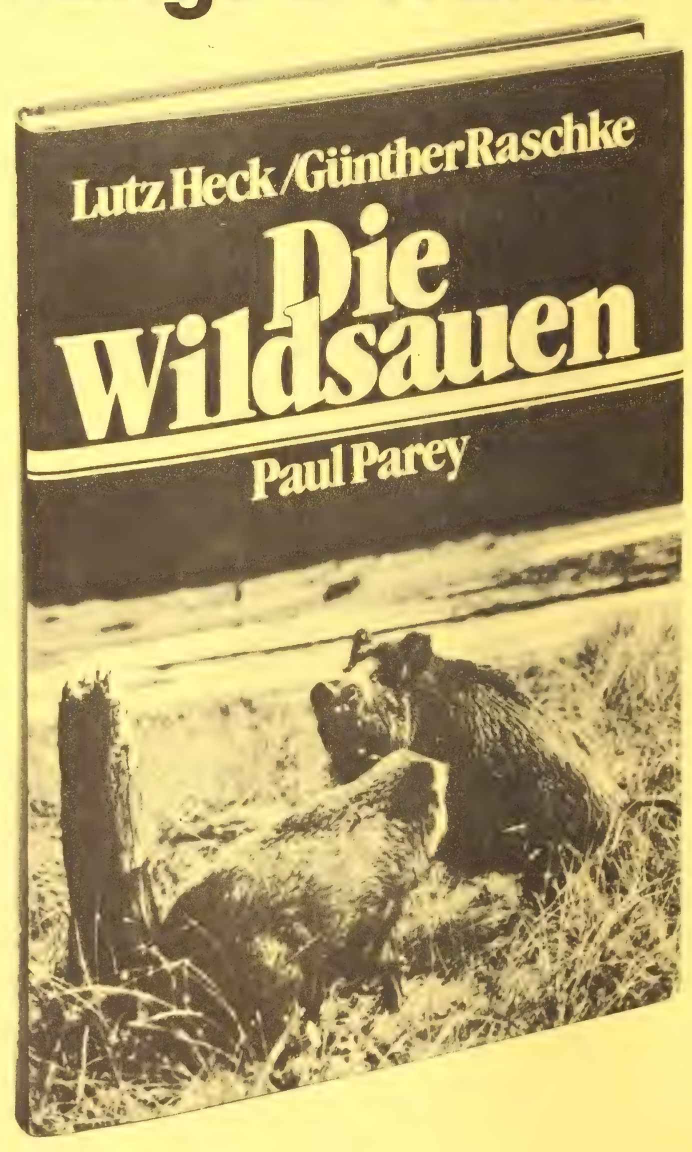
Jetzt liegt sie vor. Mit vielen Photos hervorragend ausgestattet. Geschrieben von zwei renommierten Kennern: Lutz Heck, international engagierter Jäger, Verfasser zahlreicher Jagdbücher, Zoologe, Wildbiologe und ehemaliger Direktor des Zoologischen Gartens in Berlin; Günther Raschke, Forstamtsleiter in einem der besten Schwarzwildgebiete Deutschlands und vorzüglicher Spezialist in der praktischen Wildstandsbewirtschaftung.
Das vorliegende Werk schließt eine Lücke in der Jagdliteratur, denn es umfaßt alle Aspekte, die für den Jäger heute von Bedeutung sind:
Wildschweinzoologie, das heimische Schwarzwild, Saujagden in vergangenen Zeiten, Sauparks, heutige Jagdarten, Schwarzwildhege und Bestandesregulierung, Altersschätzung, Trophäen, Waffen- und Kaliberfrage, Brauchtum und jagdwirtschaftliche Bedeutung des Schwarzwildes.

*Lutz Heck/Günther Raschke*
**Die Wildsauen**
*Naturgeschichte, Ökologie, Hege und Jagd.*
*1980. 216 Seiten mit 134 Einzeldarstellungen in 90 Abbildungen, davon 14 farbig, und 16 Tabellen. Kunstdruckpapier. Leinen 58,— DM*

Zu beziehen durch Buchhandlungen und Fachgeschäfte

**Verlagsbuchhandlung**
**Paul Parey**
**Postfach 10 63 04**
**2000 Hamburg 1**

PAUL PAREY




2 6953


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
81


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00953 1039